# PHYSIOLOGIE ET ÉCOLOGIE DES MYCORRHIZES ECTOTROPHES

Madame Thérèse ROUQUEROL

*Centre de Recherches Agronomiques du Midi, Montpellier*

## RÉSUMÉ

Après un bref rappel de la définition des mycorrhizes ectotrophes, ainsi que de la nature des organismes en présence, l'auteur présente un schéma de l'état actuel des connaissances sur la physiologie et l'écologie de ce phénomène.

L'observation et l'analyse montrent que, dans les conditions naturelles, il existe de grandes différences morphologiques et chimiques entre les plantes à mycorrhizes et les plantes sans mycorrhizes de la même espèce.

Les auteurs attribuent l'origine de ces différences à plusieurs actions plus ou moins directes du champignon : augmentation du pouvoir absorbant des racines par suite de l'élargissement du volume du sol exploré et du pouvoir lytique du champignon, accroissement de la richesse en phosphore des tissus de la plante et secrétion par le champignon de facteurs de croissance tels que l'acide indolyl-acétique-3.

Le champignon bénéficie aussi de son association avec la plante supérieure : il utilise les sucres simples provenant de l'activité photosynthétique de l'arbre ; il bénéficie aussi de la synthèse par le végétal supérieur de substances plus complexes : vitamines, acides aminés, facteur M.

L'équilibre qui tend à s'établir entre plante supérieure et champignon est très fluctuant. Il est sensible à tous les facteurs écologiques : lumière, température, humidité, pression d'oxygène, richesse du milieu en matières organiques et sels minéraux, organismes antagonistes, désherbants, insecticides, etc. Il ne faut pas oublier non plus l'importance du facteur génétique.

L'apport d'inoculum approprié, ainsi que certaines pratiques culturales peuvent favoriser l'établissement de cette symbiose et faciliter ainsi certaines opérations de reboisement.

Le phénomène dans son ensemble nous apparaît très complexe, les causes profondes étant encore difficiles à discerner dans l'état actuel de la connaissance.

## SUMMARY

After reviewing the definition of ectotrophic mycorrhizas, the author surveys the organisms involved in this type of symbiosis. A scheme is derived which considers the physiological and ecological aspects of the phenomenon in view of the most recent investigations.

Analysis outline the significative differences between mycorrhizal and non mycorrhizal plants of the same species.

These differences may result from several causes one of them seing the enlargment of the volume of the soil explored y the roots and their hyphal prolongations; another one being the higher amount of solubilized substances caused through the activity of the fungal hyphae; but it seems more probable that the elevation of the phosphorus level of the plant tissues (through the selective power of the sheath) might explain better than the forementionned causes, the elevation of the nutrients absorption. It has to be noted too that indole acetic acid (I A A), or related growth substances, are synthesized by obligate mycorrhiza fungi and have, most likely a beneficial effect on the plant growth.

The fungus also benefits from its association with the plant : simple suggars elaborated by photosynthetic cells are the most suitable of all energy sources for these fungi, as is also the case for many pathogenic fungi. Additional plant metabolites, such as vitamins, amino-acids, and more complex compounds (factor M of Melin), may also have an effect on fungi development. One can assume that these substances are very likely, found in the rhizosphere in a proportion which fits the fungus requirements.

The equilibrium between the metabolism of the two organisms is sensitive to every variation of the ecological factors such as light, temperature, humidity, oxygen tension, organic matter, weed-killers, insecticides, fertilizers, biological antagonisms, etc.

The author stresses the importance of this symbiotic phenomenon as a factor of reforestation. Indication are given about inoculation practices, which may be of great value, though we can not yet control fully their consequences : the ultimate causes of this particular type of symbiosis still remain obscure.

## ZUSAMMENFASSUNG

Nachdem die Verfasserin den Begriff der ektotrophen Mykorrhizen und die Natur der betreffenden Lebewesen kurz zusammengefasst hat, stellt sie eine Uebersicht der physiologischen und ökologischen Angaben dar, die uns gegenwärtig auf diesem Gebiet zur Verfügung stehen. Beobachtung und Analyse weisen darauf hin, dass bedeutsame morphologische und chemische Unterschiede zwischen Mykorrhizapflanzen und anderen Pflanzen derselben Art ohne Mykorrhizen bestehen.

Als mögliche Ursachen für diese Unterschiede kommen die folgenden Wirkungen des Pilzes in Frage : die Zunahme der Absorptionsfähigkeit der Wurzeln, infolge einer Erweiterung des durchwurzelten Bodenvolumens und der Zersetzungskraft des Pilzes, und vor allem die Zunahme an Phosphorgehalt im Pflanzengewebe. Et ist zu bemerken dass Mykorrhizapilze β - Indolyl - Essig - saüre (I.E.S.), oder ähnliche Wuchsstoffe erzeugen. Diese haben eine positive Wirkung auf das Pflanzenwachstum.

Der Pilz zieht auch seinen Nutzen aus dieser Lebensgemeinschaft mit der höheren Pflanze : er benutzt die einfachen Zucker, die der photosynthetischen Tätigkeit des Baums entstammen. Er zieht auch Vorteil von den anderen Substanzen, die von der höheren Pflanze synthetisch erzeugt werden : Vitamine, Aminosäuren, M-Faktor.

Das Gleichgewicht, das sich zwischen der höheren Pflanze und dem Pilze einstellen mag, bleibt trotzdem sehr schwankend. Es hängt von jedem ökologischen Faktor ab : Licht, Temperatur, Sauerstoffdruck, Gehalt der Umwelt an organischen und anorganischen Stoffen, antagonistische Lebenwesen, Unkraut- und Insektenbekämpfungsmittel, u.s. w.

Dabei darf man nicht vergessen, dass der genetische Faktor von nicht geringer Wichtigkeit ist.

Die Zufuhr geeigneter Inocula und gewisse Anbaumethoden können die Bildung dieser Symbiose begünstigen und somit die Wiederaufforstung erleichtern. Die Hauptursachen dieser komplizierten Erscheinung sind im gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse noch schwierig zu beurteilen.

## PLAN

I) DÉFINITION DES MYCORRHIZES ECTOTROPHES.

II) NATURE DES ORGANISMES EN PRÉSENCE.

III) ETUDE PHYSIOLOGIQUE DU PHÉNOMÈNE :

1) Modifications du métabolisme de la plante-hôte provoquée par le champignon symbiote;
2) Etude des causes de l'action favorable des mycorrhizes sur la croissance des arbres :
   a) *augmentation du volume du sol exploré par les racines,*
   b) *propriétés lytiques du champignon,*
   c) *augmentation de la teneur en phosphore des tissus de la plante-hôte;*
   d) *secrétion de facteurs de croissance par le champignon.*
3) Passage des éléments nutritifs de la plante vers le champignon;
4) Causes du tropisme exercé par les racines des arbres sur les champignons des mycorrhizes ectotrophes ;
   a) *importance du niveau glucidique des racines,*
   b) *importance des vitamines,*
   c) *importance des acides aminés,*
   d) *autre type de métabolite radiculaire nécessaire à la croissance du champignon (facteur M).*

IV) ETUDE ÉCOLOGIQUE DU PHÉNOMÈNE.

1) Observations de WILDE;
2) Influence de la lumière sur l'établissement de la symbiose;
3) Influence de la température sur l'établissement de la symbiose;
4) Influence de l'humidité sur l'établissement de la symbiose;
5) Influence de la pression d'oxygène et de la profondeur;
6) Influence de la concentration en matière organique et en sels minéraux;
7) Influence de la *présence d'organismes antagonistes;*
8) Influence de l'application de désherbants;
9) Importance des inoculations dans la pratique forestière.

CONCLUSION.

## I. — DÉFINITIONS

On sait depuis longtemps que les racines de beaucoup d'arbres forestiers présentent des déformations singulières : épaississements, palmettes, touffes buissonnantes ou coralloïdes, se prolongeant par un chevelu d'hyphes fongiques.

Ce fut FRANK qui, en 1885, forgea le terme de « mycorrhizes » pour désigner ces formations. L'étude microscopique montre qu'elles sont constituées d'une partie centrale radiculaire, entourée d'un pseudo-tissus d'origine fongique. Il s'établit des liens entre cette gaine et les tissus corticaux de la racine, et le nouvel organe ainsi formé, où mycorrhize, prend la place du système absorbant primitif. On qualifie ces mycorrhizes d'ectotrophes pour rappeler le développement périphérique et presqu'entièrement externe du champignon, et pour les distinguer d'un autre type d'association désigné sous le nom de mycorrhizes endotrophes, dont les modalités sont d'ailleurs si différentes que certains auteurs regrettent que le seul terme de mycorrhizes soit appliqué dans les deux cas.

Nous essayerons dans les pages qui suivent de dégager les caractéristiques les plus marquantes de ce type d'association entre plantes supérieures et champignons; nous exposerons quelques-unes des hypothèses formulées pour expliquer l'établissement de cette symbiose; enfin nous rapporterons certaines observations concernant les variations de cette symbiose en fonction des facteurs écologiques.

## II. — PLANTES ET CHAMPIGNONS FORMATEURS DE MYCORRHIZES ECTOTROPHES

Les mycorrhizes ectotrophes ne se rencontrent que dans un nombre relativement restreint de familles et de genres.

TRAPPE (1962) cite une dizaine de genres à mycorrhizes ectotrophes parmi les *Gymnospermes*. Ce sont les genres *Abies, Araucaria, Cedrus, Cupressus, Juniperus, Larix, Picea, Pinus, Pseudotsuga, Tsuga*. Chez les *Angiospermes* leur présence est presque constante chez les représentants de quelques familles

(1) L'orthographe adoptée par les auteurs français depuis l'introduction de ce mot dans notre langue est *mycorhize* avec un seul *r*. Cédant cependant à certaines raisons étymologiques, et désireuse d'adopter pour ce mot une orthographe identique à celle qu'il a dans les langues autres que le français, nous avons, sur la suggestion de M. Le Professeur BOULLARD, adopté, dans le texte qui suit, l'orthographe *mycorrhize*.

d'apétales, chez les *Fagacées* par exemple. Elle est fréquente chez les *Salicacées*, les *Platanacées* et les *Bétulacées*. Elles sont exceptionnelles chez les *Rubiacées* parmi lesquelles TRAPPE cite deux espèces *(Lactuca muralis)*. Cette liste est incomplète car elle ne fournit aucun renseignement sur la flore tropicale, mais elle montre cependant que les espèces à mycorrhizes ectotrophes sont en nombre relativement minime. Remarquons cependant que beaucoup de ces plantes sont des arbres forestiers et représentent par le nombre de leurs individus une fraction importante de la couverture végétale du globe. L'étude du phénomène de symbiose entre champignon et plante supérieure revêt donc de ce fait une importance particulière.

Les champignons associés aux plantes que nous venons de citer sont surtout, d'après MELIN (1963), des Hymenomycètes : des *Amanita*, des *Boletinus, Boletus, Cantharellus, Clitopilus, Clitocybe, Cortinarius, Entoloma, Lactarius, Lepiota, Paxillus, Russula, Tricholoma*. MELIN cite un seul Ascomycète qui ait été identifié de façon rigoureuse comme agent de mycorrhizes : c'est le *Cenococcum graniforme*, très répandu dans la nature sous sa forme imparfaite. On y ajoutera les *Elaphomyces*. Enfin parmi les Gasteromycètes les genres *Rhizopogon* et *Scleroderma* sont également des agents de mycorrhizes.

La détermination de ces champignons a été faite en réalisant *in vitro* la synthèse des mycorrhizes, mais l'on conçoit la difficulté de cette expérimentation : les conditions de culture au laboratoire sont si éloignées des conditions naturelles qu'un résultat négatif ne peut être tenu pour concluant. Il est donc vraisemblable que la liste précédente, empruntée à MELIN, ne soit pas complète et qu'un nombre beaucoup plus grand de genres puisse participer à ces symbioses. Le genre *Tuber*, par exemple, parmi les Ascomycètes, est très vraisemblablement un agent de mycorrhizes, les relations entre la truffe et le chêne truffier étant une des associations les plus anciennement connues. MELIN reconnaît également comme agents probables certaines espèces de *Gomphidius, Hebeloma, Hydnum, Hygrophorus, Inocybe*.

Des observations sur place suivies d'une étude microscopique peuvent fournir de fortes présomptions sur les liens qui existent entre un champignon et un arbre. Elles complèteront la méthode de détermination *in vitro* qui, pour les raisons exposées plus haut, ne fournit pas la preuve qu'une espèce ne puisse former de mycorrhizes dans les conditions naturelles. DOMINIK a établi une classification basée sur les aspects morphologiques des racines à mycorrhizes qui peut dans certains cas éclairer sur la nature du symbiote.

Une même essence peut former des mycorrhizes avec des espèces de *Basidiomycètes* très différentes : c'est ainsi que le *Pinus sylvestris* peut s'associer à plus de quarante espèces, dont certaines peuvent coexister sur une même racine.

Chaque espèce de champignon est caractérisée vis-à-vis d'une espèce donnée par son activité et par sa virulence. L'activité est, selon la définition de SLANKIS

(1958), le pouvoir que possède un champignon de s'associer aux racines de l'essence considérée, tandis que la virulence est la capacité de synthétiser des auxines agissant sur la croissance des tissus des racines. Ces deux facteurs entrent en jeu dans l'établissement du système de relation mutuelle caractérisant la symbiose. Il existe certainement, parmi les champignons énumérés plus hauts, des espèces douées d'une faible activité, et qui sont incapables, dans certaines circonstances, de pénétrer dans les racines de l'hôte. Ceci peut, par exemple, se produire lorsque les substances de croissance ou les substrats naturels diminuent dans la rhizosphère pour des causes d'origine diverses, ou encore lorsque des espèces de champignons ou de bactéries antagonistes se multiplient au voisinage des racines. Dans ce cas le champignnon continue sa vie de saprophyte dans l'humus du sol, et temporairement au moins, rien ne permet de le distinguer des espèces banales de la litière des forêts. A l'extrêmité opposée de l'échelle certaines espèces développent dans certains cas, non seulement une grande activité mais encore une virulence si accentuée qu'elles finissent par se comporter comme des agents pathogènes. C'est ainsi que le *Polystrictus circinatus,* étudié par GOSSELIN, serait, suivant les cas, un parfait symbiote ou un véritable parasite, de même que *Phallus impudicus* (BECKER 1956), *Rhizopogon parasiticus* (TOTTEN 1923) et *Fomes annosus* (ORLAS & DOMINIK 1960).

CLASSIFICATION DES CHAMPIGNONS DES MYCORRHIZES D'APRÈS LES CRITÈRES D'ACTIVITÉ ET DE VIRULENCE (d'après MELIN 1925).

1) *Champignons actifs :*

*a*) virulence faible : manteau très mince, sans développement de chevelu mycélien, mais présence d'un réseau de HARTIG plus ou moins régulier;

*b*) virulence moyenne : manteau typique et réseau de HARTIG bien développé;

*c*) forte virulence : activité fongique très forte tendant vers le parasitisme, augmentant si l'hôte est physiologiquement faible.

2) *Champignons d'activité faible :*

*a*) virulence faible · il n'y a pas de manteau, le réseau de HARTIG a un développement sporadique;

*b*) virulence moyenne : mycorrhizes typiques, développées sporadiquement:

*c*) virulence forte : forte activité des champignons avec fréquemment des développement de pseudoparenchyme inter et intracellulaire.

3) *Champignons inactifs :*

*a*) virulence faible : les hyphes qui pénètrent dans les cellules des racines courtes vivent principalement dans les cellules à tannin;
*b*) virulence moyenne et forte : les hyphes, fortement développés, sont plus ou moins pathogènes pour l'hôte.

## III. — ÉTUDE PHYSIOLOGIQUE DES MYCORRHIZES ECTOTROPHES

### 1) Modifications du métabolisme de la plante hôte provoquées par le champignon symbiote.

Un certain nombre d'auteurs américains ont publié d'excellentes études relatives aux différences qualitatives et quantitatives que peuvent présenter des plantes d'une même espèce avec ou sans mycorrhizes. Mac Comb (1938), Mitchell (1939) et Hatch (1937) ont notamment publié des analyses dont les résultats concordent dans les grandes lignes.

Mac Comb a constaté, dans un semis de *Pinus virginiana,* que les arbres pourvus de mycorrhizes avaient un feuillage plus vert et des racines plus nombreuses et plus courtes que les arbres sans symbiotes. L'analyse révélait en outre un poids frais et un poids sec plus élevés et une richesse plus grande en azote et en phosphore tant en valeur absolue qu'en pourcentage. (Tableaux I et II.)

Tableau 1. — Effet des mycorrhizes sur la morphologie de jeunes plants de *Pinus virginia* (Mac Comb, 1938).

*Correlation between morphology of* Pinus virginiana *seedlings and infection* (Mac Comb, 1938).

| | Hauteur (en cm) | Nombre total de racines courtes | Racines à mycorrhizes | Racines non infectées |
|---|---|---|---|---|
| Végétation à feuillage vert | 2,7 | 672 | 350 | 322 |
| à feuillage rougeâtre et rabougri | 2,0 | 297 | 7 | 290 |
| Signification | P 0,05 | P 0,01 | P 0,01 | |

En l'absence de preuves supplémentaires ou pourrait cependant se demander si les plantes sont vigoureuses parce qu'elles ont des mycorrhizes, ou si elles ont des mycorrhizes, parce qu'elles sont vigoureuses. Harley fait en effet remar-

quer avec pertinence qu'il n'y a pas lieu d'attribuer une valeur absolue aux conclusions d'une seule série d'expériences. Beaucoup d'expériences dont les résultats n'étaient pas significatifs n'ont pas été publiées. En outre l'infection par les mycorrhizes ne se produit que quelques semaines après la germination sur des HARLEY, que dans une expérience comme celle de Mac COMB, citée plus haut, plantes dont les premières feuilles sont déjà développées. Il s'en suit, d'après les plantes à mycorrhizes étaient des plantes à croissance rapide qui auraient, de toutes façons, donné des individus plus développés, issus déjà d'une sélection.

TABLEAU 2. — Effet des mycorrhizes sur la composition chimique de jeunes plants de *Pinus virginiana* seedlings (MAC COMB, 1938).

*Influence of mycorrhizas on the chemical characters of a lot of* Pinus virginiana *seedlings* (MAC COMB, 1938).

| | Infection mycorrhizienne | Non infectées | Signification |
|---|---|---|---|
| Poids frais | 1 230 | 592 | P > 0,01 |
| Poids sec | 323 | 152 | P > 0,01 |
| N % du pds sec | 1,78 | 1,88 | P > 0,05 |
| N total par plantule | 5,75 | 2,87 | P > 0,01 |
| P % du pds sec | 0,185 | 0,097 | P > 0,01 |
| P total par plantule | 0,60 | 0,15 | P > 0,01 |
| K % du pds sec | 0,66 | 0,62 | - |
| K total par plantule | 2,17 | 0,96 | P > 0,01 |

Cependant la convergence des résultats de nombreuses expériences, celles de HATCH et celle de MITCHELL par exemple, que nous allons citer, donne de fortes présomptions en faveur de l'action bénéfique des micorrhizes.

TABLEAU 3. — Effet de l'inoculation de champignons de mycorrhizes à de jeunes plants de *Pinus strobus* cultivés sur sols non forestiers (HATCH, 1937).

*Changes in growth and chemical characters of* Pinus strobus *seedlings, brought by inoculation of mycorrhiza fungi to the soil* (HATCH, 1937).

| | | Pds sec en mg | Rapport pds racine pds partie aérienne | Azote | | Phosphore | | Potassium | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | % du poids sec | total par plantule en mg | % du poids sec | total par plantule en mg | % du poids sec | total en mg |
| avec inoculations | 1 | 448,4 | 0,67 | 1,20 | 5,39 | 0,189 | 0,849 | 0,775 | 3,47 |
| | 2 | 360,9 | 0,89 | 1,28 | 4,62 | 0,202 | 0,729 | 0,713 | 2,57 |
| | moyenne | 404,6 | 0,78 | 1,24 | 5,00 | 0,196 | 0,789 | 0,744 | 3,02 |
| sans inoculations | 1 | 360,7 | 1,02 | 0,70 | 2,51 | 0,074 | 0,268 | 0,539 | 1,94 |
| | 2 | 300,0 | 1,37 | 1,06 | 3,16 | 0,076 | 0,229 | 0,347 | 1,04 |
| | 3 | 301,4 | 1,02 | 0,80 | 2,40 | 0,070 | 0,211 | 0,390 | 1,17 |
| | moyenne | 302,7 | 1,14 | 0,84 | 2,69 | 0,074 | 0,236 | 0,425 | 1,38 |

HATCH a contaminé des jeunes plants stériles de *Pinus strobus* avec du mycélium de champignon symbiote et rapproché les analyses de ces plants de celles des plants non inoculés. Les résultats sont voisins de ceux de Mac COMB. Nous y relevons cependant une donnée nouvelle : le rapport du poids sec des racines au poids sec de la partie aérienne est toujours plus faible dans le cas des plantes à mycorrhizes. On est tenté de conclure que l'efficacité des racines à mycorrhizes est supérieure à celle des racines sans mycorrhizes. (Tableau III.)

Les travaux de MITCHELL *et col.* (1937) conduisent à des résultats analogues. Leurs expériences sont moins rigoureuses que celles de HATCH, car elles furent réalisées sur le terrain avec des plantes inoculées à l'aide de débris de racines et non avec des cultures pures de champignons. Elles ont par contre l'intérêt de mettre en évidence l'action des engrais. Ceux-ci semblent défavoriser la formation des mycorrhizes. En outre la croissance des jeunes arbres développés en terrains bien fumés est supérieure à celle des arbres développés en terrains pauvres, même si ces derniers portent des mycorrhizes. (Tableau IV et V).

TABLEAU 4. — Effet de l'infection mycorrhizienne sur la composition de jeunes plants de *Pinus strobus* dans des sols sans engrais (MITCHELL, FINN and ROSENDAHL, 1937).

*Influence of mycorrhizal infection on the growth and chemical composition of* Pinus strobus *seedlings. Weight are given in miligrams* (MITCHELL *et al.*, 1937).

| Date | 10 juillet 1936 | | 20 Août 1936 | |
|---|---|---|---|---|
| | avec mycorrhizes | sans mycorrhizes | avec mycorrhizes | sans mycorrhizes |
| Pourcentage de jeunes racines infectées | 68,6 | 1,2 | 70,2 | 9,5 |
| Pds sec total | 207,9 | 160,2 | 337,2 | 180,6 |
| Pds sec des racines | 72,3 | 73,0 | | |
| Pds sec des parties aériennes | 135,6 | 87,2 | 209,8 | 106,0 |
| Rapport: racine partie aérienne | 0,53 | 0,84 | 0,61 | 0,71 |
| N % du pds sec | 1,49 | 1,23 | 1,60 | 1,20 |
| N total | 3,1 | 2,0 | 5,4 | 2,2 |
| P % du pds sec | 0,13 | 0,08 | 0,21 | 0,07 |
| P Total | 0,27 | 0,13 | 0,72 | 0,13 |
| K % du pds sec | 0,45 | 0,55 | 0,63 | 0,45 |
| K total | 1,03 | 0,88 | 2,12 | 0,81 |

TABLEAU 5. — Influence de l'infection mycorrhizienne sur la croissance et la composition chimique de jeunes plants de *Pinus strobus* soumis à différents régimes de fertiliations (MITCHELL, FINN and ROSENDHAL, 1937).

*Influence of mycorrhizal infection upon the growth and chemical composition of* Pinus strobus *seedlings under different fertilisation status.*

| | | | Azote | | Phosphore | | Potassium | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Mycorrhizes | Poids sec | % du pds sec | total par plantules en mg | % du pds sec | total par plantules en mg | % du pds sec | total par plantules en mg |
| Pas d'engrais | abondantes | 337 | 1,60 | 5,39 | 0,21 | 0,72 | 0,63 | 2,12 |
| Engrais abondants | absentes | 550 | 2,50 | 13,75 | 0,24 | 1,32 | 1,10 | 6,05 |

## 2) ETUDE DES CAUSES DE L'ACTION FABORABLE DES MYCORRHIZES SUR LA CROISSANCE DES ARBRES.

La recherche des causes de l'action favorable des mycorrhizes sur les arbres dans les conditions naturelles, a donné lieu à plusieurs hypothèses parmi lesquelles nous exposerons les principales.

### a) *Augmentation du volume du sol exploré par les racines.*

Nous avons signalé plus haut que la présence des mycorrhizes provoque une augmentation du nombre des ramifications des racines. Ces ramifications sont entourées d'un fin réseau d'hyphes qui s'étendent à plusieurs centimètres, voire plusieurs mètres de la racine, notamment sous la forme de rhizomorphes. Il est évident que ce développement mycélien prolongeant les racines ne peut avoir une influence favorable sur l'alimentation de l'arbre que si des éléments nutritifs prélevés par le champignon migrent à l'intérieur des racines. Or MELIN et NILSSON (1950-52-55), utilisant la technique des isotopes radioactifs, ont montré que les hyphes du symbiote jouent, dans la nutrition de la plante, un rôle analogue à celui des poils absorbants (1).

Ces auteurs transplantèrent des plantules de Pin obtenues par germination aseptique dans des terrines contenant du sable stérile arrosé de solutions nutritives. Ils placèrent sur la surface de sable de ces terrines un cristallisoir contenant une culture pure de champignon symbiote. Le champignon, après avoir couvert par son développement la surface du cristallisoir, gagnait ses bords sur lesquels il

(1) Les isotopes radioactifs ont été appliquées pour la première fois à l'étude des mycorrhizes par KRAMER & WILBUR (1949).

grimpait, puis descendant sur le sable se développait en direction des racines avec lesquelles il formait des mycorrhizes. A ce moment, une solution nutritive contenant un élément sous forme d'isotope radioactif était introduite dans le cristallisoir. Il était évident, si par la suite les tissus de la plante s'enrichissaient en élément radioactif, que cet élément avait cheminé du cristallisoir à la plante par la voie des filaments mycéliens. C'est en effet ce que MELIN et NILSSON ont montré dans le cas du phosphore, du calcium, du sodium et de l'azote provenant d'un composé minéral ou organique.

Il est donc probable qu'il existe une certaine relation entre l'importance du système mycélien externe et l'approvisionnement de la plante en éléments nutritifs. STONE (1950) dosa les quantités de phosphore absorbées par plusieurs individus de *Pinus radiata,* de taille différente, et dont les champignons symbiotes possédaient un mycélium externe plus ou moins étendu. Il démontra qu'il y avait corrélation entre les quantités absorbées et le développement du chevelu mycélien. Mais ceci n'est vrai que si l'on compare des plantes associées à la même espèce de champignon. RITTER & LYR ont montré que le *Boletus luteus* et l'*Amanita muscaria* qui forment toutes deux des mycorrhizes avec le *Pinus sylvestris,* et dont les hyphes forment un chevelu d'importance comparable, se comportent de façon fort différente en ce qui concerne l'absorption des différents éléments nutritifs : le *Boletus luteus* stimule toujours l'absorption du phosphore quelle que soit la forme sous laquelle est fourni cet élément, alors que l'*Amanita muscaria* la favorise rarement, ou même l'inhibe. Or le développement du manteau et du chevelu mycélien est à peu près le même dans les deux cas.

Les expériences que nous venons de relater nous permettent donc de conclure qu'il existe une certaine relation entre le développement extérieur des hyphes et l'alimentation de la plante verte, mais cette relation n'explique pas, à elle seule, tous les aspects du phénomène.

b) *Propriétés lytiques du champignon.*

Certains auteurs ont supposé que le champignon pouvait être doué de propriétés lytiques plus intenses que celles des racines des arbres. Il est possible que les champignons des mycorrhizes soient par exemple capables de solubiliser les phosphates insolubles ou de minéraliser l'azote organique, donc d'accroître la quantité d'éléments nutritifs disponibles pour la plante. BURGES (1936) pense que ce pouvoir lytique peut s'exercer de façon particulièrement intense dans l'horizon F des litières des forêts. Cependant beaucoup de champignons connus comme agents des mycorrhizes ne sont pas dués d'enzymes lytiques puissants. WAKSMAN, et surtout plus récemment GARRETT, considérant cette infériorité relative des champignons symbiotes, supposent que la plante constitue un refuge pour des champignons peu doués pour soutenir les compétitions dans le sol.

D'autre part, MITCHELL (1937) et STONE (1950) ont fait remarquer que, lorsqu'on cultive des Pins en conditions stériles, il faut, pour obtenir un accroissement de pourcentage des éléments majeurs comparables à celui enregistré dans les plantes à mycorrhizes, accroître dans de grandes proportions leur concentration dans le milieu nutritif. Si une telle augmentation de concentration se produisait dans le milieu extérieur sous l'influence du pouvoir lytique du champignon, elle pourrait semble-t-il, être perceptible à l'analyse : or rien de tel n'a jamais été mis en évidence. Les champignons des mycorrhizes seraient bien, comme le suppose WAKSMAN, peu équipés pour la lyse des substances complexes du sol, et l'effet bénéfique qu'ils exercent sur la plante a une autre origine.

c) *Augmentation de la teneur en phosphore des plantes à mycorrhizes ectotrophes.*

Le phosphore occupe une place privilégiée parmi les éléments dont s'enrichit la plante à mycorrhizes.

Nous rappellerons, parmi d'autres chiffres, ceux donnés par HATCH en 1937 (tableu 3). La quantité totale de phosphore contenue dans les plantes à mycorrhizes de l'expérience citée plus haut oscille autour de 0,8 mg. Elle n'atteint que 0,23 mg chez les plantules sans mycorrhizes. Nous relevons des différences du même ordre dans les expériences de MITCHELL (tableau 5). Ces chiffres n'ont cependant pas de valeur absolue et la règle de l'enrichissement en phosphore des plantes à mycorrhizes souffre parfois des exceptions comme dans l'observation de RITTER et de LYR que nous avons citée.

Le complexe mycorrhizien est néanmoins dans la majorité des cas, particulièrement avide de phosphore. Une expérience de STONE (1950) met bien le fait en évidence. On sait que les différentes espèces de Sorgho sont particulièrement sensibles à la teneur du sol en phosphore à tel point que cette plante peut

TABLEAU 6. — Influence des mycorrhizes sur l'enrichissement en phosphore de plantules de *Pinus radiata* et de *Sorghum vulgare* (poids en milligrammes).

*Influence of mycorrhizal infection upon the phosphorus content of* Pinus radiata *seedlings and plants of* Sorghum vulgare (*weights in milligrams*).

| Types de sol | | *Pinus radiata* | | *Sorghum vulgare* | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | Gain de P (mg) | Gain de pds sec (en mg) | P total (mg) | Poids sec total (mg) |
| Terrains salés de Carrington | avec mycorrhizes | 2,33 ± 0,07 | 3,71 ± 0,10 | 0,066 | 0,112 ± 0,018 |
| | sans mycorrhizes | 0,06 ± 0,11 | 1,99 ± 0,25 | 1,73 ± 0,06 | 2,81 ± 0,15 |
| Sables de O'Neill | avec mycorrhizes | 0,365 | 1,64 | 0,23 | 0,41 |
| | sans mycorrhizes | 0,085 | 1,27 | 0,68 | 1,11 |

servir d'indicateur pour déceler la richesse ou la pauvreté du sol en phosphore. STONE a mis en compétition l'avidité du Sorgho et celle du Pin dans un semis mixte sur un sol naturellement pauvre en phosphore. L'expérience comprenait deux séries : la première stérile, et une seconde au cours de laquelle le sol avait été inoculé avec des champignons de mycorrhizes du Pin. L'avantage, dans la série stérile est emporté par le Sorgho avec 1,73 mg de phosphore, contre 0,06 pour le Pin. La situation est renversée si l'on associe le Pin à son symbiote : dans ce cas le Pin prélève 2,330 mg de phosphore alors que le Sorgho n'en prélève plus que 0,365. Le résultat de cette expérience est confirmé par de nombreux chercheurs (tableau VI).

HARLEY et ses collaborateurs entreprirent en effet, vers 1950, une série de travaux sur l'absorption du phosphore par les racines excisées du Hêtre au moyen de la technique des isotopes radioactifs. Ces racines sont facilement accessibles sous le couvert d'humus des forêts. Elles ont un manteau bien distinct, qu'il est possible, pour des fins expérimentales de séparer du « *cylindre central* ». Il est facile ensuite de placer ces mycorrhizes ou leurs différentes parties dans des solutions nutritives de composition connue, en atmosphère contrôlée, dont on peut faire varier les composants ou les caractéristiques physico-chimiques (température ou pression). HARLEY en 1950, publia une première série de résultats montrant que les racines excisées du Hêtre absorbaient le phosphore en fonction de leur degrè d'infection. Il montra ensuite (1952) que les tissus du manteau sont plus riches en phosphore que les tissus de la racine, et que l'élévation de leur teneur n'est pas seulement dûe à leur position périphérique. Il montre enfin, par une troisième expérience, publiée également en 1952 que la différence de richesse en phosphore des deux tissus était d'autant plus marquée que la concentration de la solution extérieure était plus basse.

Ces observations ont conduit HARLEY à penser que le cheminement du phosphore dans les tissus de la racine pouvait s'opérer suivant des modes différents aux concentrations basses et aux concentrations élevées. C'est le champignon qui, grâce à son avidité spécifique, prélève le phosphore dans le milieu extérieur lorsque ce dernier est déficient en phosphore. Ce cheminement serait alors un cheminement métabolique s'accomplissant à la faveur d'une série de réactions de phosphorylation. Une élévation de concentration du milieu permet aux ions, d'arriver aux niveaux des tissus radiculaires par le seul jeu des forces moléculaires, en empruntant la voie des espaces intermycéliens. La concentration des tissus fongiques et celle de tissus radiculaires deviennent alors très voisines.

Les travaux et conclusions de HARLEY sont d'un grand intérêt : cet auteur est en effet arrivé à analyser de façon précise les modalités d'un phénomène, en apparence fluctuant, en se plaçant dans des conditions parfaitement reproductibles. Ses conclusions ne peuvent cependant être transposées aux symbioses existant dans le milieu naturel qu'avec une certaine prudence.

Les travaux de MORRISON (1954 et 1957), sur des mycorrhizes de *Pinus radiata* et de *Nothofagus menziesii* non séparées des arbres confirmèrent cependant les conclusions de HARLEY. Les conditions dans lesquelles se plaça MORRISON sont plus voisines que celles du milieu naturel que dans le cas des expériences de HARLEY, puisqu'il s'agit de plantes entières et non de mycorrhizes excisées. Les dosages, d'autre part ont été faits sur les parties aériennes de la plante. Ils expriment donc l'influence du champignon sur la croissance de la plante. La première série d'expériences montra que les mycorrhizes de *Pinus radiata* et de *Nothofagus menziesii* n'avaient pas la même efficacité : celles de *Pinus radiata* augmente l'absorption du phosphore alors que celles de *Nothofagus menziesii* n'exercent qu'une action beaucoup plus faible (tableau VII). Nous retrouvons

TABLEAU 7. — Influence des mycorrhizes sur l'absorption de $p^{32}$ par de jeunes plants de *Pinus radiata* et *Nothofaqus menziesii* dans un milieu nutritif à différentes concentrations (MORRISON, 1954). La radioactivité est exprimée en milliers de coups par minute.

*Influence of mycorrhizal infection upon $p^{32}$ uptake by* Pinus radiata *and* Nothofaqus seedlings *under different phosphorus concentration* (MORRISON, 1954) — *Thousands of counts per minute.*

| Quantité de $P^{32}$ fournie à chaque pot | *Pinus radiata* | | *Nothofagus menziesii* | |
|---|---|---|---|---|
| | avec mycorrhizes | sans mycorrhizes | avec mycorrhizes | sans mycorrhizes |
| 50 µc | 59 | 11 | 7 | 41 |
| | 457 | 0 | 64 | 1 |
| | 138 | 9 | 22 | 0 |
| | 765 | 0 | 95 | 22 |
| | 536 | 1 | 18 | 44 |
| 100 µc | 1 003 | 12 | 293 | 64 |
| | 215 | 13 | 8 | 0 |
| | 193 | 2 | 199 | 26 |
| | 879 | 1 | 28 | 72 |
| | 1 584 | 5 | 37 | 61 |

ici une différence d'origine spécifique que nous avions déjà notée dans le cas de l'observation de RITTER et de LYR. Une seconde série d'expériences montra que les différences de richesse en phosphore des tissus tendent à diminuer lorsque la concentration du milieu extérieur s'élève (tableau VIII). Elle montre en outre que le phosphore prélevé dans le milieu nutritif gagne plus rapidement les parties les plus riches en phosphores (graphique 1). MORRISON, enfin, étudia l'influence de la durée d'exposition dans une solution nutritive. Lorsque, l'immersion dans la solution nutritive est de durée limitée (six jours par exemple), l'accroissement de la richesse en phosphore de la partie aérienne des plantes sans mycorrhizes

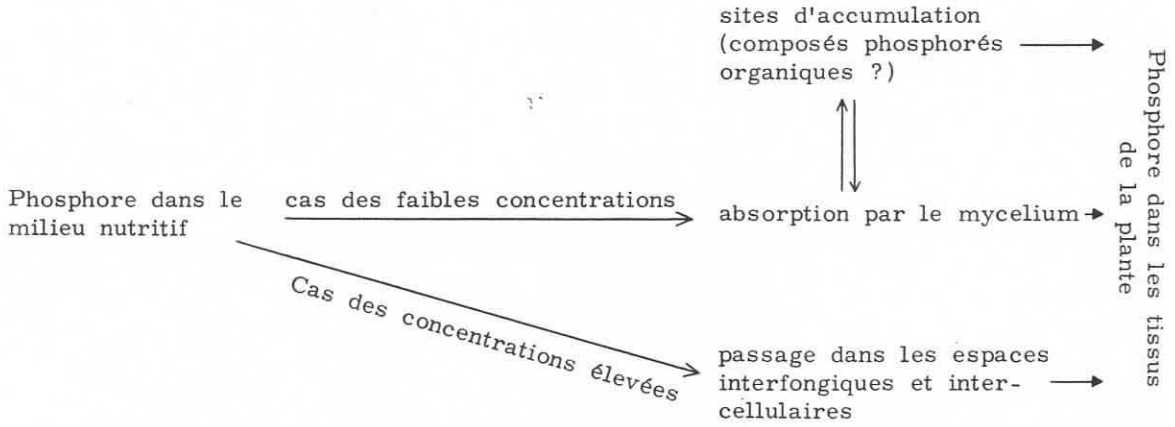
TABLEAU 8. — Influence de l'infection mycorrhizienne sur la croissance et la richesse en phosphore de jeunes plants de *Pinus radiata* selon la concentration du milieu (MORRISON, 1957).

*Influence of mycorrhizal infection upon the growth and phosphorus content of Pinus radiata seedlings at different phosphorus levels* (MORRISON, 1957).

| | Plantes à mycorrhizes | | Plantes sans mycorrhizes | |
|---|---|---|---|---|
| | pds sec | $P^{32}$ | pds sec | P |
| $P_i$ 0 pp m | 0,167 g | 130 mg % | 0,160 g | 105 mg % |
| Pm 4,1 pp m | 0,202 g | 181 mg % | 0,188 g | 116 mg % |
| Ph 41,3 pp m | 0,201 g | 401 mg % | 0,189 g | 428 mg % |

est d'abord, comme dans l'expérience précédente, supérieur à celui enregistré dans les plantes à mycorrhizes mais cette richesse atteint rapidement un plateau. La teneur en phosphore des plantes à mycorrhizes continue à croître, alors que l'exposition dans la solution nutritive a déjà cessé. Tout se passe donc comme si le manteau fongique de la plante à mycorrhizes fonctionnait comme un accumulateur de phosphore, à partir duquel cet élément migrerait vers la partie aérienne de la plante, lentement mais de façon continue (fig. 2).

L'ensemble de ces faits a conduit HARLEY à proposer le schéma suivant, qui complète l'hypothèse que nous avons rapportée plus haut.




L'hypothèse de HARLEY reçut une illustration supplémentaire dans une expérience de CLODE (1956), exécutée sur le *Pinus radiata*. Cette expérience utilisa comme les précédentes la technique du phosphore marqué mais elle eut en plus l'avantage de porter sur un laps de temps plus long. Les plantules stériles étaient repiquées dans de pots contenant du sable pur et stérile, puis elles étaient arrosées avec des solutions nutritives. La solution nutritive était complète pour

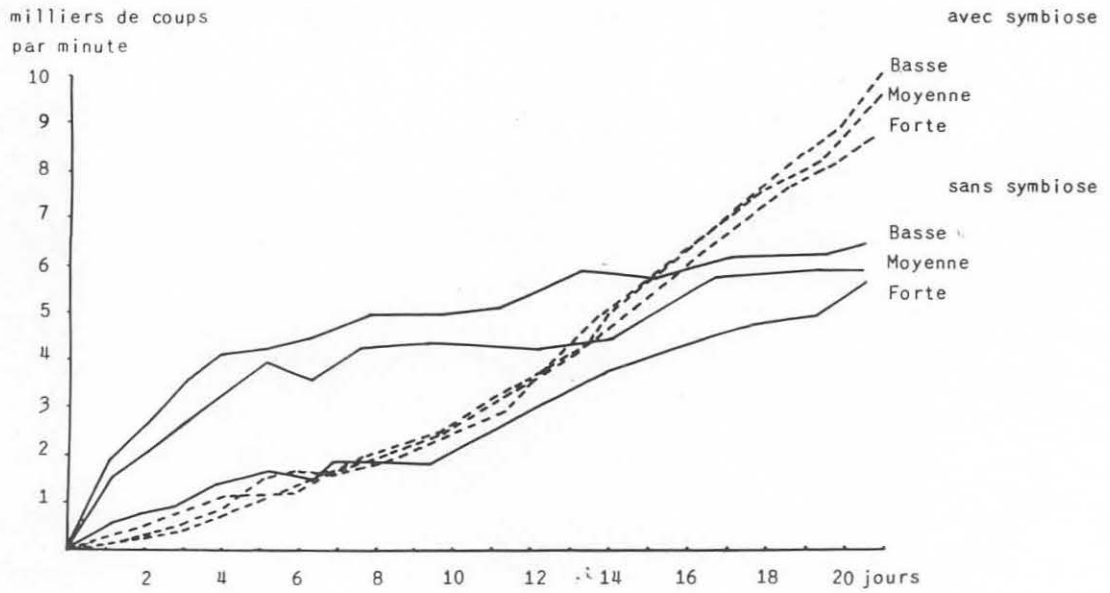



FIG. 1. — Influence de la symbiose sur l'utilisation du phosphore$^{32}$ à différentes concentrations (basse, moyenne et forte) par de jeunes plants de *Pinus radiata* (d'après MORRISON, 1957). La radioactivité est évaluée en milliers de coups par minute.

*Influence of symbiosis on phosphorus uptake by* Pinus radiata *seedlings at different phosphorus levels* (MORRISON, 1957).
*Activity is measured in thousands of counts per minute.*

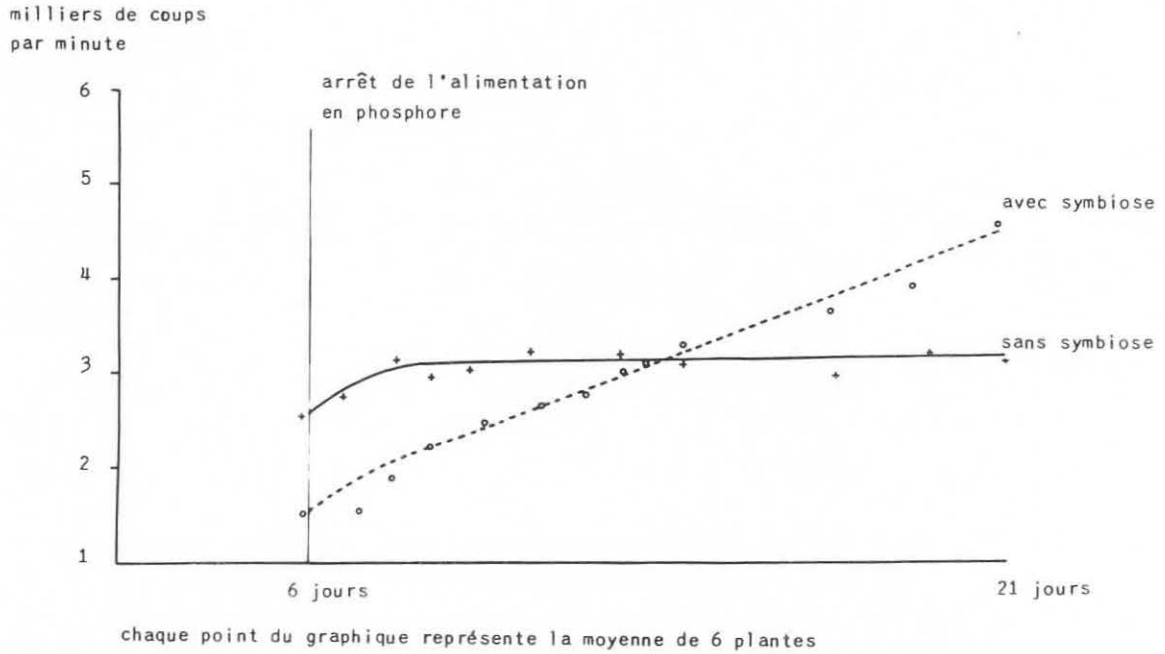
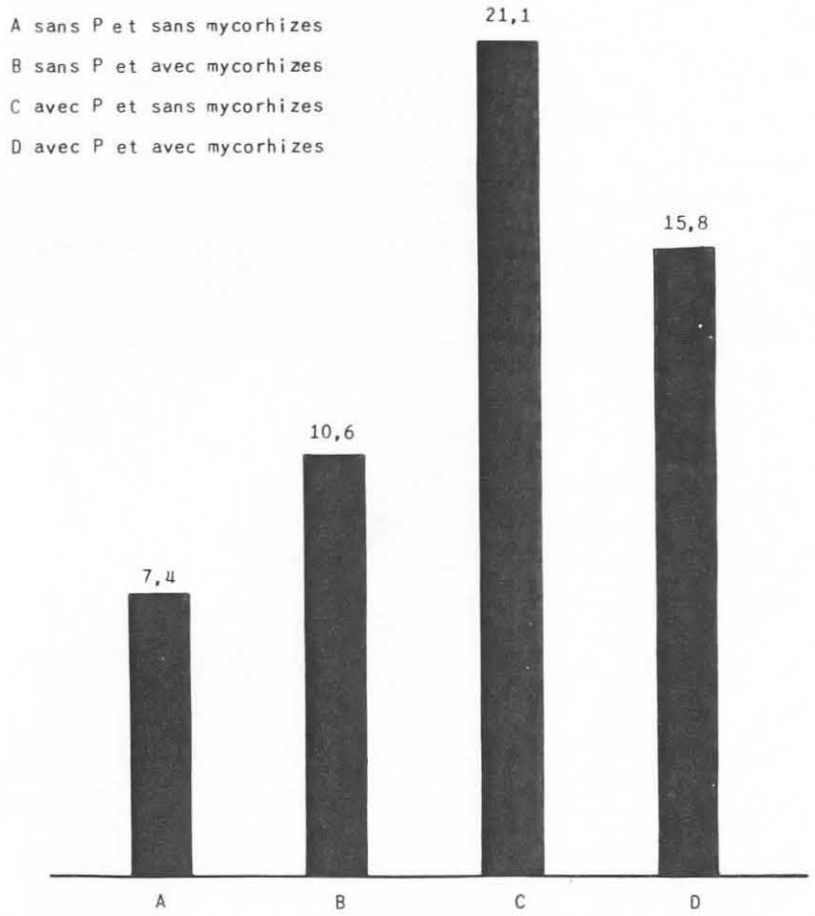



FIG. 2. — Influence de la symbiose sur la persistance de l'effet phosphore ($P^{32}$) dans la partie aérienne de jeunes plants de *Pinus radiata* (MORRISON, 1957). La radioactivité est évaluée en milliers de coups par minute.

*Influence of symbiosis on the phosphorus status of the shoots of* Pinus radiata *seedlings after a limited exposure in a phosphorus$^{32}$ nutrient medium* (MORRISON, 1957).
*Activity is measured in thousands of counts per minute.*




Moyennes des tailles des plantes (Pinus radiata) 10 mois après la plantation

FIG. 3. — Influence des mycorrhizes sur la croissance de jeunes plants de *Pinus radiata* avec ou sans apport d'engrais phosphaté (CLODE, 1956). Les hauteurs reportées sur le graphique sont proportionnelles à la moyenne des tailles des individus de chaque lot.

*Influence of mycorrhizas on the growth of* Pinus radiata *seedlings at different phosphorus level* (CLODE, 1956). *Heights are proportional to the means of sizes in each experience.*

l'une des séries (tous les éléments, y compris le phosphore, sous forme de phosphate tricalcique), et sans phosphore dans la seconde série. Chacune de ces séries d'autre part comprenait des plantes sans mycorrhizes et des plantes inoculées avec des champignons de mycorrhizes et présentant les formations typiques. Le résultat de l'expérience est schématisé dans la figure 3. Ce graphique montre sans ambiguïté que les conditions les plus favorables à la croissance de la plante sont réalisées lorsque, dans un milieu richement alimenté en phosphore les racines n'hébergent pas de mycorrhizes. Le phosphore de la solution nutritive pénètre dans ce cas directement dans la racine, sans doute, comme le suppose HARLEY, par le seul jeu des forces physiques qui lui permettent de cheminer entre les espaces intercellulaires; la plante, richement alimentée continue à prélever sans aériennes des plantes si celles-ci sont dépourvues de mycorrhizes (fig. 1). Cependant, si l'expérience se prolonge, pendant deux semaines et plus, la proportion

se renverse, et ce sont les plantes à mycorrhizes qui, après ce laps de temps, sont restrictions le phosphore qu'elle peut assimiler. Dans les conditions naturelles, cependant, les arbres croissent dans des terrains relativement pauvres en phosphore : c'est le cas des séries A et B. de l'expérience de CLODE, dans lesquelles le seul apport est fourni par les graines et les impuretés du sable et des sels minéraux. La présence du champignon dans ce cas provoque un accroissement significatif de la taille des plantes (fig. 3). La faculté d'accumulation de phosphore est doublée d'une faculté de rétention : les plantes à mycorrhizes excrètent moins de phosphore que les plantes sans mycorrhizes.

L'établissement du complexe mycorrhizien nous apparait correspondre à ce que LEVISOHN appelle une « sorte de faute de mieux ».

Mac COMB, GRIFFITH et STONE pensent que l'élévation de la teneur en phosphore des plantes à mycorrhizes peut expliquer, au moins en partie, l'effet favorable de la symbiose dans les conditions naturelles des milieux relativement pauvres en phosphore. Le phosphore entre en effet dans la composition de nombreux composés organiques grâce auxquels s'opèrent les transferts d'énergie au cours de phénomènes de synthèse. La migration d'un élément nutritif vers les différentes parties de la plante n'est pas en effet un phénomène physique, mais fait partie d'un ensemble de réactions métaboliques parmi lesquelles les réactions de phosphorylation occupent une place importante. L'élévation de la richesse en phosphore de la plante facilite donc la pénétration des autres éléments nutritifs : azote ammoniacal ou nitrique, calcium, potassium par exemple. Les ions alcalins semblent traverser rapidement le manteau mycorrhizien sans s'y arrêter. Le potassium, en particulier, est absorbé plus rapidement que les autres ions, et en quantité plus élevée par les plantes à mycorrhizes (WILSON, 1957). Comme tous les processus métaboliques l'assimilation des éléments minéraux est un phénomène sensible aux variations des facteurs écologiques (température, pression d'oxygène, richesse du milieu en éléments majeurs et mineurs et en substances inhibitrices). WILSON montra que le maximum d'absorption des ions potassium dans la racine du Hêtre se produit aux températures voisines de 15°. On observe aux températures plus élevées une perte de potassium qui est échangeable avec les ions des solutions extérieures. Cette température de 15° est vraisemblablement la température moyenne des sols superficiels des hêtraies des régions tempérées.

La consommation de phosphore des racines excisées du hêtre est liée à à celle de l'oxygène. La pression de l'oxygène la plus favorable est celle qui existe normalement dans l'atmosphère, c'est-à-dire aux environs de 20 % de la pression totale. C'est la condition généralement réalisée dans les couches superficielles des litières des forêts, où l'air circule librement. Nous verrons cependant que certains champignons de mycorrhizes qui se développent dans les horizons plus profonds s'accommodent de pressions certainement inférieures.

Les inhibiteurs tels que le cyanure de potassium, ou les azotures diminuent

l'absorption des sels par les mycorrhizes. Ce sont d'ailleurs des substances qui affectent le métabolisme respiratoire. Ces inhibiteurs auraient pour effet de découpler les phénomènes de phosphorylation et de respiration de telle sorte que dans certains cas (action du dinitrophénol ou action d'un azoture), la respiration de la racine au lieu d'être diminuée est au contraire augmentée, tandis que l'absorption des sels est arrêtée.

d) *Secrétion de facteurs de croissance par le champignon.*

Nous avons vu que la manifestation extérieure la plus apparente des mycorrhizes, ectotrophes est la modification morphologique des racines consécutives à l'infection. Les racines à mycorrhizes, épaisses et courtes, se divisent dichotomiquement de façon à former soit des palmettes planes, soit de petits glomérules en forme de balais de sorcières.

Ces altérations morphologiques ont été depuis longtemps attribuées à l'action d'auxines de croissance. Mac DOUGAL et DUFRENOY (1944) ont montré que l'action de l'acide indolylacétique-3, provoquait sur des radicelles cultivées aseptiquement des ramifications dichotomiques analogues à celles des racines à mycorrhizes, observation confirmée par SLANKIS (1949-1951).

LEVISOHN (1952) distingue dans la nature deux types de ramifications radiculaires : les unes irrégulières, asymétriques, à branches inégales en longueur et en diamètre, les autres régulières, à dichotomie parfaitement symétrique, aussi bien du point de vue longueur de branche que du point de vue des angles formés avec la racine primitive. Il s'agit dans le premier cas des modifications provoquées par la présence d'un champignon accidentellement mycorrhizien et dans le second de la formation de mycorrhizes vraies provoquée par un champignon obligatoirement mycorrhizien. Les deux types de champignons secrèteraient l'hétéroauxine.

HORAK (1964) reprenant les travaux de MOSER (1958-1959) montre comment des champignons formateurs de mycorrhizes (*Phlegmacium* spp.) peuvent synthétiser l'acide indolylacétique-3 à partir d'acides cycliques aminés, l'acide anthranilique par exemple. Cette synthèse s'accomplit en plusieurs étapes au cours desquelles s'observent l'apparition de l'indole et du tryptophane. HORAK attribue aux dérivés de l'indole l'action transformante que nous avons décrite. Ces substances ne resteraient pas localisées au niveau des racines, mais diffusant vers la partie aérienne de la plante, pourraient servir de précurseurs dans la synthèse de la chlorophylle et d'autres composés à noyau pyroliques.

On peut voir dans ce processus une des causes de l'action favorable des champignons des mycorrhizes sur la croissance des plantes. Cette action peut s'exercer à distance par simple diffusion des substances excrétées par le champignon comme l'a montré LEVISOHN (1956).

### 3) Passage des éléments nutrititifs de la plante vers le champignon.

Nous avons montré dans les pages précédentes comment la présence du champignon des mycorrhizes intervenait pour modifier le passage des éléments nutritifs dans la plante. Nous devons également considérer le passage qui s'opère en sens inverse, de la plante vers le champignon. Une symbiose ne peut se comprendre que par l'établissement de ce double courant.

Melin & Nilsson 11957) ont montré que les champignons des mycorrhizes prélèvent une partie au moins du carbone organique qu'ils utilisent, dans les tissus de la plante supérieure. Ils exposèrent de jeunes plants de Pins dans une atmosphère contenant une certaine proportion de $C^{14}$ sous forme de gaz carbonique. Ce carbone radioactif fut retrouvé dans les manchons mycorrhiziens de même que dans les hyphes extérieurs à la plante. Cette expérience prouva de façon irréfutable que les transports au niveau des tissus mycorrhiziens s'effectuent dans le sens plante vers champignon, comme nous avons vu antérieurement qu'il s'accomplissait du champignon vers la plante.

Les échanges entre plantes supérieures et champignons mycorrhiziens peuvent d'ailleurs se compliquer singulièrement lorsque plusieurs systèmes radiculaires sont unis par un même champignon. En 1881 Kamienski avait suggéré la continuité du flux nutritionnel entre les *Monotropa* et les Pins ou Hêtres auprès desquels vit cette petite plante. Les *Monotropa* sont dépourvues de chlorophylle, aussi les botanistes suggèraient-ils qu'elle puisait directement les hydrates de carbone qu'elle est incapable de synthétiser dans le système de la plante auprès de laquelle elle vit. Björkman, grâce à la technique du $C^{14}$ démontra en 1960 que le symbiote qui forme une gaine autour des racines des *Monotropa* est aussi celui qui forme les mycorrhizes du Hêtre ou du Pin voisin. Kusano (1911) a étudié un type d'association du même genre : le *Gastrodia elata* qui pousse près de *Quercus serratus* est uni à cet arbre par les filaments de l'*Armillaria mellea*. On peut encore citer l'exemple de la Vanille dont la végétation est influencée par la nature de la plante support à laquelle elle est vraisemblablement unie par des liens fongiques.

### 4) Effets exercés par les racines des arbres sur les champignons des mycorrhizes ectotrophes.

Nous avons rapidement dressé dans les pages antérieures le tableau des modifications de métabolisme de la plante supérieure et du champignon sous l'influence de la symbiose.

Nous exposerons maintenant les différentes hypothèses qui ont été émises pour expliquer l'établissement de cette symbiose.

a) *Importance du niveau glucidique des racines.*

Il semble assez probable que le champignon puise au moins une partie de son carbone organique dans la plante verte : c'est d'ailleurs ce que l'expérience de MELIN & NILSSON montrait clairement. D'autre part, MELIN, HATCH, MODESS, et NORKRANS ont réalisé la synthèse de mycorrhizes sur des sables purifiés, contenant des quantités minimes de glucides, juste suffisantes pour le démarrage du champignon. Il apparaît donc que, dans ces conditions, le champignon puise son carbone et l'énergie nécessaire à son métabolisme dans les racines de la plante.

FRANK (1885), BJÖRKMAN (1942-44-49), HARLEY & WAID (1955) ont apporté des preuves supplémentaires à l'appui de cette conception qui, après avoir été vérifiée maintes fois, est sortie maintenant du domaine de l'hypothèse. BJÖRKMAN pense que l'avidité du champignon pour les glucides simples contenus dans les racines de la plante suffit à expliquer la constitution des mycorrhizes. L'expérience montre en effet que ce sont surtout les formes simples des glucides que ces champignons utilisent. Or les récents travaux de HARLEY et de ses élèves ont montré que les racines des plantes à mycorrhizes contenaient une grande variété de glucides simples. Leur migration dans les filaments du champignon s'accompagne d'une transformation et c'est sous la forme de mannitol que le carbone organique s'accumule principalement dans les hyphes mycéliens. Les champignons des mycorrhizes ne rencontrent vraisemblablement pas ces glucides simples dans la matière organique fraîche des litières des forêts. Les racines des arbres constituent donc sans doute pour ces organismes la source principale de l'alimentation carbonée. Cette règle souffre sans doute des exceptions puisque certains champignons qui décomposent la matière organique fraîche (*Boletus subtomentosus* et *Tricholoma fumosum* par exemple), sont cependant des champignons de mycorrhizes. Il est probable que lorsque ces champignons vivent en symbiose avec les racines d'un arbre, ils cessent de secréter des enzymes cellulolytiques, et qu'ils effectuent de nouveau cette synthèse lorsque la racine s'appauvrit en glucides. Ils sont alors capables d'utiliser la cellulose des racines aussi bien que celle du sol (MELIN).

Les glucides contenus dans les tissus des racines sont donc essentiels aux champignons des mycorrhizes, mais ils sont également nécessaires à la plupart des parasites. Ce seul fait ne peut donc à lui seul expliquer la constitution des mycorrhizes. MACDOUGALL & DUFRENOY (1944) ont d'ailleurs rapporté que des mycorrhizes d'apparence normale ont été observées pendant plusieurs saisons sur des racines de Pins détachées par un orage du tronc de la plante mère. La

racine n'était donc plus alimentée en sucres provenant de la photosynthèse, et les champignons puisaient dans ce cas les sucres qui leur étaient nécessaires soit dans le sol, soit dans les hydrates de carbone plus complexes des parois cellulaires.

b) *Importance des vitamines.*

De nombreux travaux ont montré l'importance des vitamines dans la nutrition des champignons des mycorrhizes. Beaucoup de ces organismes sont en effet incapables de faire la synthèse des facteurs de croissance dont ils ont besoin. C'est la raison pour laquelle ils sont souvent si difficiles à cultiver. Les Basidiomycètes étudiés par MELIN ont généralement besoin de vitamine du groupe B. C'est le plus souvent la vitamine $B_1$ qu'il faut leur fournir, ou bien ses constituants (pyrimidine et thiazol), ou encore l'acide pantothénique — vitamine $B_5$ — ou la nicotiamide (vitamine PP).

c) *Importance des acides aminés.*

Les champignons des mycorrhizes comme beaucoup d'organismes de la rhizosphère dépendent également de la plante en ce qui concerne les acides aminés. Les quantités requises, ainsi que la nature des acides aminés varient beaucoup d'un champignon à un autre. C'est ainsi que le *Boletus versipellis* et le *Lactarius rufus* se développent bien en présence d'une concentration de 1 μM d'acide glutamique pour 20 ml de milieu; mais pour le *Boletus luteus* et le *Boletus variegatus* la dose optimum est respectivement 100 et 500 μM par 20 ml de milieu. L'acide glutamique se rencontre, en même temps que de nombreux acides aminés dans les excrétions radiculaires. Beaucoup d'organismes de la rhizosphère sont capables de l'utiliser au même titre que les champignons des mycorrhizes on ne peut donc voir dans le tropisme des champignons des mycorrhizes pour ces composés l'explication de l'établissement de la symbiose mycorrhizienne, pas plus qu'on ne pouvait expliquer cette symbiose uniquement par la recherche des glucides ou des vitamines par le champignon.

d) *Autre type de métabolite radiculaire nécessaire à la croissance du champignon.*

Beaucoup d'autres substances, moins définies que celles précédemment nommées, sont d'ailleurs nécessaires à la croissance des champignons des mycorrhizes. MELIN a en effet démontré la présence dans les extraits de plantes d'un groupe de substances auquel il a donné le nom de facteur M.

Il maintenait à ce effet des racines de *Pinus sylvestris* en culture aseptique

dans un milieu approprié pendant cinq mois; il remplaçait au bout de ce laps de temps le milieu de culture pour tissus de plantes supérieures par un milieu de culture pour champignon (milieu optimum de MELIN, puis il introduisait un fragment de mycelium de mycorrhize du Pin. Il apparaissait alors, par comparaison avec des cultures de champignon dans un milieu de culture sans racines de Pin, que la croissance du champignon était grandement stimulée par la présence des racines de Pin, qui agissaient vraisemblablement par leurs excrétions. MELIN attribua cet effet à une substance ou à un groupe de substances présentes dans ces excrétions à côté des vitamines, des sucres et des acides aminés. Le tableau 9 indique les augmentations de croissance dont serait responsable le facteur M pour différentes espèces de champignons. La réponse, comme on le voit, varie considérablement d'une espèce de champignons à une autre.

TABLEAU 9. — Effet des excrétions de racines de Pin sur la croissance de quelques champignons des mycorrhizes.

*Effects of the excretions of* Pinus *roots on the growths of some mycorrhiza fungi.*

| | Champignons cultivés sur milieu synthétique sans excrétions de racines de pin | Champignons cultivés en présence de racines de pin |
|---|---|---|
| | Pds sec | |
| *Amanita muscaria* | 22,5 | 51,7 |
| " *pantherma* | 8,8 | 32,7 |
| *Boletus bovinus* | 14,4 | 34,2 |
| " *edulis* | 5,9 | 23,0 |
| " *grevillei* | 14,9 | 43,7 |
| " *luteus* | 33,0 | 69,5 |
| " *subtomentosus* | 23,2 | 35,3 |
| " *variegatus* | 12,2 | 62,4 |
| *Cortinarius glaucopus* | 1,4 | 19,0 |
| " *multiformis* | 4,7 | 12,2 |
| *Lactarius deliciosus* | 5,0 | 13,0 |
| *Pholiota caperata* | 1,2 | 21,4 |
| *Rhizopogon roseolus* | 11,8 | 74,0 |
| *Russula xerampelina* | 0,1 | 29,9 |

Le facteur M n'est pas secrété uniquement par les plantes qui hébergent des mycorrhizes ectotrophes; il est également présent dans les excrétions de nombreuses plantes herbacées, hébergeant d'autres types de mycorrhizes. C'est ainsi qu'il est abondant dans les racines de tomates à partir desquelles MELIN le prépara souvent.

Ce facteur comporterait une fraction diffusible et une fraction non diffusible, toutes deux utilisables par le champignon, la partie non diffusible étant la plus active. La partie diffusible serait excrétée dans le milieu extérieur en même temps qu'une substance inhibitrice dont l'effet ne se fait sentir que plus tardivement, car elle semble être excrétée en moindre quantité que le facteur favorisant.

La proportion de ces deux groupes de substances favorisantes ou inhibitrices n'est pas la même dans les différentes parties de la racine. Le facteur M est thermorésistant, et son activité est plus élevée dans l'extrait autoclavé des plantes que dans l'extrait filtré. NILSSON a montré que l'action du facteur M était identique à celui de la diphosphopyridine nucleotide, qui est un coenzyme intervenant dans beaucoup de processus de transfert d'hydrogène.

Il résulte de l'ensemble des travaux exposés précédemment que la racine de l'arbre fournit au champignon symbiote un ensemble de substances, pour la plupart indispensables à leur développement, et qu'il ne trouve vraisemblablement en proportions favorables que dans ce biotope.

On ne peut cependant prétendre expliquer par là, de façon satisfaisante, tout le comportement des champignons des mycorrhizes.

## IV. — IMPORTANCE DES FACTEURS ÉCOLOGIQUES DANS L'ÉTABLISSEMENT DE LA SYMBIOSE

La formation de mycorrhizes ectotrophes dépend en effet d'un grand nombre de fecteurs écologiques dont les influences respectives sont souvent difficiles à discerner.

Nous commencerons par faire un rappel des travaux de WILDE et de ses collaborateurs, aux Etats-Unis, pour donner un exemple de cette complexité.

Il ne semble pas que l'absence d'arbres dans les prairies des Etats-Unis ou dans les steppes russes soient due, comme dans les garrigues méditerranéennes ou comme sur la meseta espagnole, à une action dévastatrice de l'homme et de ses troupeaux. WILDE avait invoqué, pour expliquer l'aforestation de ces zones, l'action d'un cataclysme géologique, immersion ou glaciation, dont la longue durée aurait anéanti la forêt primitive et ses symbiotes. La cessation du cataclysme n'aurait pu ramener la forêt, malgé l'apport renouvelé des graines par le vent; la prairie réinstallée la première se serait opposée à l'implantation de la symbiose forestière. Beaucoup de plantes de prairies, les Epervières par exemple ou les Bruyères exercent des actions toxiques sur certains champignons symbiotiques; et de nombreux champignons saprophytes des prairies sont eux-mêmes antagonistes des champignons des mycorrhizes. Ces sols ne sont pas cependant totalement dénués de champignons propres à former des mycorrhizes : si l'on incorpore à de la terre de prairie une certaine quantité d'alcool allylique (1), 1 $m^3$ par

(1) Formule de l'alcool allylique : $CH_2 — CH — CH_2OH$.

hectare, par exemple, on fait décroître la population de bactéries et d'actinomycètes, et le sol est envahi par le *Trichoderma viride*. Ce champignon, plus connu par ses propriétés antagonistes vis à vis de certains champignons pathogènes, serait capable d'élaborer un facteur de croissance utile à la croissance des arbres. Il jouerait alors un rôle de symbiote rhizosphérique, et même ectotrophique. Ce n'est sans doute là qu'un effet passager dû à la modification temporaire du milieu. Il n'en est pas moins vrai que le renversement de certains équilibres alimentaires peut transformer certains saprophytes en partenaires de mycorrhizes. Notons d'ailleurs que le traitement du sol par l'alcool allylique a pour effet d'élever le niveau du sol en phosphore, sans doute sous l'influence d'une microflore bactérienne douée de propriétés phospholytiques. Or nous savons qu'une certaine élévation du niveau du phosphore soluble dans le sol est favorable au développement des champignons des mycorrhizes. L'antagonisme de la prairie vis-à-vis de la forêt n'est cependant pas le seul facteur empêchant l'implantation des arbres. On peut en effet réaliser des plantations forestières dans ces zones avec un succès relatif, en apportant en même temps que les arbres leurs champignons symbiotes. La forêt ainsi reconstituée ne s'étend pas. L'activité des champignons symbiotes se limite en dehors de la forêt proprement dite à une étroite bande marginale le long des plantations. Tout se passe comme si le milieu exerçait une action inhibitrice dont l'action antagoniste des plantes et des champignons du sol n'est qu'une des manifestations. Les raisons qui font des prairies américaines et des steppes russes des sols sans arbres ne sont pas absolument immuables, mais la conversion de ces zones en forêts reste cependant hautement improbable.

Nous allons maintenant étudier successivement l'action d'un certain nombre de facteurs écologiques :

### 1) Influence de la lumière sur l'établissement de la symbiose.

La lumière exerce certainement un rôle important dans l'établissement de la symbiose. Peyronel a publié des observations intéressantes sur l'augmentation des mycorrhizes au pourtour des clairières et à l'orée des bois, donc dans des lieux plus exposés au soleil que le centre des forêts. La diminution de la luminosité durant les hivers des climats nordiques serait peut-être un des facteurs expliquant la réduction du nombre des espèces de champignons des mycorrhizes, et la simplification relative de ce problème dans les pays du nord.

Notons en passant que les relations quantitatives sont très difficiles à établir entre la fréquence des mycorrhizes et la variation d'un facteur, la lumière par exemple. Certains auteurs comptent le nombre de racines porteuses de mycorrhizes, ce qui donne un chiffre relativement bas. D'autres auteurs comptent le

nombre de ramifications, c'est-à-dire les extrémités radiculaires modifiées par le champignon, ce qui donne des chiffres très élevés; les conclusions tirées des travaux ayant utilisé l'une ou l'autre des méthodes sont, comme le fait remarquer HARLEY, difficilement comparables. D'autre part il suffit d'évoquer l'ampleur du système radiculaire d'un arbre croissant dans les conditions naturelles, pour se rendre compte que les observations quantitatives sont très difficiles ou même impossibles, lorsqu'il s'agit d'arbres que l'on ne peut déraciner. La fragilité de certains types de mycorrhizes est d'ailleurs si grande qu'elles se brisent lors des opérations d'excavation, et le relevé numérique est, de ce fait, très difficile.

HATCH (1937) a mesuré l'effet de l'intensité lumineuse en utilisant la première méthode de numération. Ses résultats montrèrent que le pourcentage des racines porteuses de mycorrhizes n'augmentait pas avec l'intensité lumineuse. BJÖRKMAN cependant, utilisant la seconde méthode de numération, conclut à une influence considérable de la lumière sur le développement de l'infection. Un accroissement d'intensité lumineuse de 6 à 49 % de la pleine lumière du jour produit un accroissement important du nombre des petites racines à mycorrhizes. Il n'y a aucune infection à des intensités inférieures à 6 % de la pleine lumière du jour, puis le degré d'infection augmente rapidement jusqu'à 23 % et plus lentement ensuite. Certains champignons cependant se développent normalement à des luminosités réduites, le *Cenococcum graniforme,* par exemple, très ubiquiste, est fréquent sur les racines des hêtres, même aux faibles intensités lumineuses, surtout sur les terrains secs (DOMINIK, 1963; BOULLARD et DOMINIK, 1966). BJÖRKMAN interprête l'effet favorable de la lumière sur la formation des mycorrhizes par l'accroissement de l'activité synthétique qui enrichit en sucres simples le système de la plante supérieure.

Mentionnons ici pour mémoire une loi qui ne souffre pas d'exceptions : il n'y a pas de mycorrhizes dans les cellules à chloroplastes qui, accidentellement, peuvent se développer dans des racines déterrées.

## 2) INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE SUR LA FORMATION DES MYCORHIZES.

L'optimum de la température pour l'activité des mycorrhizes des racines de hêtre se place, nous l'avons vu, aux environs de 15°. Il n'existe que peu de données sur les températures les plus favorables aux autres types de mycorrhizes. Il apparaît cependant que d'une façon générale, les mycorrhizes ectotrophes sont plus fréquentes dans les zones tempérées et tempérées froides que dans les régions tropicales. On ne les rencontre guère dans les zones chaudes qu'aux altitudes élevées (SINGER & MORELLO, 1960). Les feux de brousse et les incendies de forêts raréfient vraisemblablement les rhizomorphes des champignons, localisés en général dans l'horizon $A_0$ des forêts.

### 3) Influence de l'humidité sur la formation des mycorrhizes.

Les sécheresses prolongées entraînent la disparition des mycorrhizes, mais l'humidité persistante favorise le développement des champignons antagonistes (Worley, 1958; Worley & Hacskaylo, 1959). Les mycorrhizes sont présentes dans les plantes des terrains salés, dans les plantes des tourbières (Sphaignes et Hypnacées), mais absentes dans les marécages et les régions inondées (chez le riz, le roseau, les joncs). Il s'agit là d'ailleurs de plantes herbacées : nous n'avons pas relevé dans la littérature d'observations concernant les arbres des zones marécageuses des régions tropicales (Palétuviers par exemple).

### 4) Effet de la pression d'oxygène et de la profondeur.

La plupart des auteurs s'accordent pour classer les mycorrhizes parmi les organismes avides d'oxygène. On les rencontre principalement dans les horizons bien aérés, sous les litières peu tassées des sous-bois. Wehrlich et Lyr cependant ont observé des mycorrhizes entre 1,90 et 2,60 m de profondeur sur des racines de hêtres. Fassi (1961) a fait des constatations semblables sur une essence de la famille des Césalpinées *(Julbernardia seretii)*. Les racines portaient des mycorrhizes quelle que soit la profondeur, mais à chaque profondeur correspondait un type spécial de mycorrhize, engendré sans doute par un ou plusieurs champignons dont les exigences en oxygène correspondaient à ce milieu. Les racines étaient longues et peu ramifiées dans la couche d'humus de l'horizon $A_0$ (1), et les mycorrhizes très fragiles. A la limite des horizons $A_0$ et $A_1$, les racines, tordues et ramifiées présentaient des mycorrhizes cotonneuses se prolongeant par de longs filaments. Enfin, dans le sol proprement dit, les racines étaient ramifiées de façon à former de petits bouquets terminaux au centre d'un chevelu mycélien.

### 5) Influence de la matière organique et des sels minéraux sur l'établissement de la symbiose.

La formation des mycorrhizes est favorisée par la présence de la matière organique brute. La litière des forêts, particulièrement la litière du type Mor, constitue le milieu de choix des mycorrhizes ectotrophes. Les rhizomorphes sont abondants dans la couche F de l'horizon $A_0$, et les mycorrhizes particulièrement

(1) On se reportera à Duchaufour (1965) pour les définitions des termes pédologiques.

nombreuses dans la couche H et dans la partie supérieure de $A_1$. Elles sont moins abondantes dans les Mulls et dans les sols cultivés. Tous les auteurs sont d'accord sur ce point depuis FRANK jusqu'à BJÖRKMAN et HARLEY, en passant par MELIN.

Il existe néanmoins de nombreuses divergences quant à l'explication qui a été donnée pour expliquer la variation d'intensité d'infection dans les différents sols. MELIN (1927) invoqua le taux de mobilisation de l'azote ainsi que le pH; LINDQUIST le taux de nitrification, HATCH la richesse du sol en éléments minéraux. C'est l'importance de ce dernier facteur que les expériences de cet auteur ont bien mise en évidence. Il montra d'abord, comme MELIN, qu'il existait une corrélation positive entre le taux de minéralisation de l'azote des humus des forêts et la fréquence des mycorrhizes. Cependant s'il arrosait ces mêmes couches d'humus avec une solution nutritive minérale il diminuait la fréquence des mycorrhizes. Il fit une expérience de fertilisation sur *Pinus sylvestris* cultivé sur différents sols pour résoudre l'énigme posée par l'apparente contradiction de ces observations. L'apport d'engrais minéraux n'eut que peu d'effet sur la fréquence des mycorrhizes en sol très pauvre, carencé pour tous les éléments, mais il fit baisser cette fréquence de façon significative lorsque la fertilisation avait été faite en sol moyennement pourvu d'éléments fertilisants. C'est en se basant sur le résultat de ces expériences que HATCH émit l'hypothèse que l'établissement des mycorrhizes était en relation étroite avec « le statut interne de nutrition, surtout en ce qui conecrne les éléments majeurs, azote, phosphore et potassium ».

BJÖRKMAN répéta les expériences de fertilisation de HATCH utilisant deux essences d'arbres forestiers *(Pinus sylvestris* et *Picea abies),* et une grande variété de sols. Il conclut que : « une forte carence d'azote ou de phosphore est préjudiciable à la formation des mycorrhizes aussi bien qu'à la croissance, mais il est cependant nécessaire que l'un ou l'autre de ces éléments n'existe qu'en faible quantité pour que la formation des mycorrhizes s'effectue normalement ». Ce n'est cependant pas le statut minéral interne qui, selon BJÖRKMAN, conditionne l'infection, mais la richesse en glucides des tissus végétaux. L'intensité lumineuse, dit BJÖRKMAN, accroît la photosynthèse et, corrélativement, la richesse en glucides des racines : elle favorise donc l'activité du champignon. Les engrais azotés, qui stimulent la synthèse des protéines et diminuent de façon concomitante la concentration en glucides auraient de ce fait un effet préjudiciable sur l'infection. Plus l'apport d'engrais azotés est élevé, plus l'intensité lumineuse doit, selon BJÖRKMAN être élevée pour que le développement des mycorrhizes soit normal. Il a d'ailleurs effectivement montré par des analyses que l'apport d'azote ou de phosphore sous des formes variées, diminuaient la concentration des sucres réducteurs dans les extraits de racines. Ces résultats ont amené HATCH à réviser en partie son hypothèse : la richesse des tissus en éléments minéraux est bien le facteur le plus important en ce qui concerne l'infection, mais le développement endophytique du champignon et son effet sur le développement des racines dépendraient étroitement de la richesse des tissus en glucides (HATCH, cité par HARLEY, 1959).

Les expériences que nous venons de citer ne sont pas faciles à interpréter du point de vue du forestier. Ce « statut interne » dont parlent HATCH et BJÖRKMAN est difficile à définir et à mesurer, et nous manquons encore d'informations pour répondre aux deux questions suivantes : jusqu'à quel point l'emploi des engrais affecte-t-il la formation des mycorrhizes, et quelle est, du point de vue économique, la façon la plus satisfaisante de stimuler la croissance des arbres forestiers ? serait-ce en favorisant la formation des mycorrhizes sans essayer d'obtenir le développement maximum des arbres, ou bien serait-ce en apportant des engrais qui pourvoieraient directement les arbres en éléments minéraux dont une partie au moins leur serait, dans les conditions naturelles, fournie par les mycorrhizes ?

Le problème n'est d'ailleurs pas le même selon qu'il s'agit de pépinières ou de forêts.

Il n'y aurait pas d'inconvénients à apporter des doses élevées d'engrais dans les pépinières si les arbres étaient destinés à être transplantés dans des terrains très fertiles; peu importe dans ce cas que les arbres ne soient pas pourvus de symbiotes. Les sujets destinés à être transplantés dans les forêts, cependant, passent en général d'un milieu très riche à un sol plus ou moins carencé en l'un ou l'autre des éléments majeurs. L'absence de mycorrhizes peut, dans ce cas, fortement compromettre la reprise des jeunes arbres. L'épandage d'un couvert de matières organiques contenant des spores ou du mycélium de champignons symbiotes peut alors, dans certains cas, apporter utilement le symbiote (MAC COMB, RAYNER et LEVISON), soit avant, soit après la transplantation.

Il existe encore peu d'observations sur l'effet de l'application d'engrais sur les mycorrhizes d'arbres en place dans les forêts. SCHAFFER (1964) cite une expérience de LOUB (1963) qui n'a produit qu'un effet très minime sur des peuplements d'Epicéas âgés de 60 et 70 ans. L'expérience comportait huit séries sur lesquelles avaient été épandues les doses suivantes d'engrais :

1) ammoniac gazeux : 200 kg par hectare,
2) 2 500 kg de calcaire + 100 kg de scories THOMAS + 200 kg d'azote sous forme de sulfate d'ammoniaque,
3) 2 500 kg de calcaire + 1 000 kg de scories THOMAS + 200 kg d'azote sous forme d'urée,
4) nitrate de chaux (apportant la même quantité d'azote et de calcaire que plus haut),
5) nitrate d'ammoniaque et de chaux (1 200 kg à l'ha),
6) nitrate d'ammoniaque et de chaux (4 000 kg à l'ha),
7) calcaire (2 000 kg),
8) engrais mélangés (Ca, P, N), à la dose de 3 000 kg à l'ha.

L'auteur nota une augmentation du système des mycorrhizes (nombreuses racines en Y et un manteau mycélien abondant) dans deux des séries (séries à

nitrate). De plus il se produisit une brûlure superficielle de la mousse et des deux premiers centimètres de la couche humique dans la série au sulfate d'ammoniaque, où les racines éatient devenues noires et cassantes. Mais il n'y avait dans les autres séries aucune différence entre les parcelles traitées et les parcelles témoins. Il est possible que les conditions de cette expérience établie sur des sols très acides se rapprochent de celles de HATCH sur sol fortement carencé. L'apport d'éléments minéraux dans ce cas abaisse peu la fréquence des mycorrhizes. Il est possible aussi que l'effet des engrais appliqués à des arbres relativement âgés ne soit pas le même que sur des arbres jeunes, comme c'était le cas dans les expériences citées précédemment.

L'expérience de GUINAUDEAU, ILLY, MANGE et DUMAS (1963) conduit en effet à des conclusions différentes. Les conditions de cette expérience étaient, il est vrai, toutes autres. Il s'agissait dans ce cas d'une expérience de fertilisation de Pin maritime, sur sables podzolisés, avec sous-sol d'alios. L'essai mettait en comparaison sept traitements ou modalités de fertilisation différentes. Ces traitements différaient par la présence ou l'absence d'un ou plusieurs éléments fertilisants : Azote, Acide phosphorique et potasse. L'essai comportait une seule dose et une seule forme de ces éléments fertilisants, et l'application était faite une fois pour toutes avant le labour précédent le semis sur la moitié de la surface, c'est-à-dire sur les bandes ensemencées. BOULLARD étudia les racines des arbres trois ans après le début de l'expérience et put effectuer, sur ces arbres de taille encore réduite, des appréciations quantitatives. Il nota que l'azote, employé seul ou en combinaison, n'était pas favorable à l'établissement de la symbiose. Le phosphore seul favorisait les mycorrhizes, mais son effet semblait s'annuler quand on lui ajoutait de l'azote et de la potasse. Il n'observa pas à cette époque de corrélation entre la hauteur des plants et l'abondance des mycorrhizes. Six ans plus tard cette corrélation semblait apparaître. La symbiose était toujours importante chez tous les beaux sujets quel que soit le placeau d'où ils provenaient. C'était notamment le cas de tous les arbres des placeaux ayant reçu une fumure comprenant les trois éléments N.P.K. et de tous les arbres ayant reçu une fumure comportant du phosphore. Les arbres de mauvaise venue des autres placeaux (n'ayant pas reçu de fumure phosphorée), n'avaient pas de mycorrhizes; ceux qui exceptionnellement étaient bien développés en étaient pourvus. Cependant les Pins d'une expérience voisine semés dans des sables d'origine récente, non podzolisés, ne présentaient pas de telles différences : tous possédaient des mycorrhizes nombreuses quel qu'ait été le type de fertilisation.

Les exemples que nous avons cités montrent la grande complexité du problème. Notons qu'une des difficultés auxquelles se heurte l'expérimentateur est celle de l'appréciation quantitative de la fréquence des mycorrhizes sur un arbre de haute taille. On peut théoriquement étudier les racines d'un arbre en déchaussant les racines avec précautions au moyen d'un jet d'eau; mais une telle opération ne peut être envisagée en forêt et sur un grand nombre d'arbres. L'observa-

teur doit donc se contenter d'excaver un certain nombre de racines superficielles; celles-ci sont vraisemblablement les plus infectées, mais il est cependant regrettable de ne pouvoir effectuer les observations à tous les niveaux. Les mycorrhizes d'autre part sont en général délicates et cassantes, de sorte que l'observateur n'a souvent en mains que des racines appauvries en mycorrhizes. Il est enfin souvent difficile de distinguer au cours d'une numération rapide les mycorrhizes vraies des pseudomycorrhizes, associations passagères plus ou moins nocives à la croissance de l'arbre. On conçoit, après l'énumération de ces quelques causes d'erreurs, la difficulté qu'il y a à établir une relation quantitative entre les mycorrhizes et la fertilisation. Ce chapitre de l'étude des mycorrhizes n'en est d'ailleurs qu'à son début, très peu d'expériences ayant été jusqu'à maintenant effectuées dans ce sens.

### 6) Influence des organismes antagonistes des champignons des mycorrhizes.

Ces phénomènes d'antagonisme jouent vraisemblablement un grand rôle dans l'établissement des mycorrhizes. Nous avons vu en particulier que l'antagonisme des champignons de la prairie vis-à-vis de ceux des forêts étaient un des facteurs qui s'opposaient à la conversion des prairies en forêts. Brian, Hemming & Mac Gowan (1945) ont montré que plusieurs espèces de *Penicillium* présentes dans une lande déboisée en Angleterre s'opposaient au développement des champignons des mycorrhizes ectotrophes du Pin. On ignore si ces organismes agissent au moyen des substances antibiotiques qu'ils sont capables de secréter *in vitro* (gliotoxine et griséofulvine). Le *Boletus bovinus,* seul, semble résister à l'action des *Penicillium*. Les *Alternaria* s'opposent également à la formation des mycorrhizes. Levisohn (1957) recommande d'enrichir les sols où abonde l'*Alternaria* avec du mycelium de *Boletus scaber* qui résiste relativement bien au voisinage de l'*Alternaria*. Le *Gibberella fujikuroi* et le *Trichoderma viride* ont également été cités parmi les antagonistes de certains symbiotes.

Les bactéries secrétant des substances de croissance (*Pseudomonas* sp., *Bacillus subtilis,* etc...), favoriseraient au contraire la formation des mycorrhizes.

### 7) Influence des désherbants.

Les façons mécaniques d'ameublissement ne semblent pas préjudiciables à la formation des mycorrhizes qui sont favorisées en général par une bonne aération du sol. On doit par contre utiliser les désherbants ou les insecticides avec prudence si l'on veut éviter de nuire au développement des hyphes mycéliens dans le sol. L'effet de ces produits n'est pas toujours immédiat, mais des chloroses et des arrêts de croissance se produisent parfois quelques mois après l'application.

Le chlordane, l'hexachlorure de benzène, le chlorure mercureux, l'aldéhyde formique, seraient particulièrement nocifs. La cycloheximide, utilisée dans la lutte contre le *Cronartium ribicola* inhibe divers champignons de mycorrhizes, notamment le *Boletus felleus* et l'*Amanita muscaria* (BOULLARD B. et DOMINIK T. (1966)).

## 8) IMPORTANCE DE L'ASPECT D'INOCULUM DANS LES OPÉRATIONS DE REBOISEMENT.

On conçoit que la symbiose mycorrhizienne, si sensible aux variations des facteurs écologiques, soit un phénomène inconstant. Si nous admettons d'autre part que cette symbiose est, dans les conditions naturelles, favorable à la croissance des arbres, il s'ensuit que le forestier aura intérêt à la favoriser.

La condition première de sa formation est la présence des champignons spécifiques au voisinage de la racine. Or nous avons vu que ces champignons ne sont pas toujours présents.

Ils peuvent aussi avoir disparu par suite du déboisement de la région. Les champignons des vraies mycorrhizes se comportent souvent dans le sol comme les souches des *Rhizobium* efficaces : leur persistence dans le sol est brève si l'hôte disparaît.

La disparition peut ne pas être totale si le déboisement n'est pas très ancien. C'est ainsi que DIMBLEBY (1953) rapporte qu'une plantation de bouleaux effectuée dans un terrain autrefois planté de Pins se développa par massifs : le centre de chaque îlot de végétation était occupé par une vieille souche de Pin dont les racines pourrissantes avaient servi de refuge au *Boletus scaber* et à l'*Amanita muscaria* qui sont deux champignons, symbiotes à la fois du Pin et du Bouleau.

Le déboisement peut remonter à une date plus ancienne, et il se peut dans ce cas qu'aucun des champignons de vraies mycorrhizes n'ait subsisté. BOULLARD et DOMINIK (1966) qui étudièrent la microflore fongique des pâturages couvrant les cimes depuis longtemps déboisées par les troupeaux dans les montagnes de la Margeride, ne reconnurent dans cette terre que des espèces pseudomycorrhiziennes non spécifiques. Nous avons vu que WILDE suggère qu'il s'agit également, dans le cas des zones de prairies américaines, de régions déboisées mais sans doute à la suite d'un cataclysme géologique, donc à une époque très reculée. Dans ce cas comme dans le précédent l'installation de la prairie s'oppose à la reconstitution de la forêt : plantes et microflores associées étant dans l'ensemble antagonistes des champignons symbiotes.

Les expérimentateurs qui ont essayé l'introduction d'arbres dans les terres où, pour une raison ou une autre, les symbiotes n'existent pas, ont proposé des modes variés d'inoculation de la terre ou des plantes. On pourra se reporter pour avoir une bonne documentation sur la question à une excellente revue de LEVISOHN (1958).

Les exemples de l'utilité de l'apport d'inoculum de champignons symbiotes au cours d'essais de reboisement sont nombreux :

ROELOFFS (1930) réussit l'implantation de *Pinus merkusii* et de *Pinus khasya* à Java en apportant en même temps que les graines une certaine quantité de sol de la forêt d'origine.

RAYNER (1934) acclimata des Pins exotiques et indigènes sur des landes infertiles du sud de l'Angleterre en apportant de petites quantités de sols de forêts appropriés.

MAC COMB (1938) au cours d'une expérience sur le *Pinus virginiana* dont nous avons déjà relaté la partie analytique, apporta une couverture d'aiguilles de Pins sur la parcelle expérimentale de terre de « prairie ». La plantation se développa de façon très hétérogène. Certains plants étaient très verts et vigoureux, d'autres chlorotiques et rabougris, la différence d'aspect étant en corrélation avec le degré d'infection. MAC COMB en conclut que le développement des plants voisins des masses mycéliennes apportées de façon sporadique au sein de la masse d'aiguilles, avait été favorisé par une infection précoce des racines. DALE et MAC COMB (1955) décrivirent l'effet favorable d'un apport d'humus de forêt sur une plantation de *Pinus banksiana* en sol calcaire. Les arbres souffraient d'une chlorose que plusieurs traitements non biologiques n'avaient pas guérie. L'introduction d'un peu de sol humifère d'une forêt en état prospère suffit à faire disparaître la chlorose en même temps qu'apparaissaient les mycorrhizes.

STONE et MAC AULIFFE (1954) utilisèrent en guise d'inoculum des segments de racines à mycorrhizes et comparèrent l''effet produit par ces segments à celui produit sur des arbres témoins par des segments semblables mais autoclavés.

Certains auteurs préconisèrent la contamination en pépinières par un épandage de matières humiques des forêts (WHITE, 1941 et WILDE, 1954).

Les sols suédois sont en général des sols forestiers dans lesquels les champignons de mycorrhizes sont endémiques. BJÖRKMAN, cependant rapporte deux cas d'introduction de Pins et de Sapins, dans d'anciennes terres de landes, pour lesquels de petites quantités d'humus ont été nécessaires pour assurer l'établissement de la symbiose.

Les inoculums employés dans les expériences que nous venons de citer sont d'utilisation facile, c'est pourquoi beaucoup d'auteurs se sont contentés d'apporter sous cette forme le mycélium des champignons symbiotiques. Il est cependant possible que le stimulus causé par l'apport de ces couvertures humiques soit autant dû à l'effet de la matière humique qu'à celui des mircoorganismes spécifiques.

Les cultures pures de champignons ont donc été préconisées pour obtenir une inoculation plus certaine et étudier son effet indépendemment de celui des

substances humiques. RAYNER et LEVISOHN (1941), introduisirent du mycelium de *Boletus bovinus* et de *Boletus luteus* dans des parcelles de sables de landes infertiles où avaient été semées différentes espèces de Pins. Les plants, disent ces auteurs, étaient quasi moribonds à l'époque de l'inoculation. Le résultat fut immédiat : les Pins des parcelles inoculées commencèrent à croître en même temps que se formaient les mycorrhizes, alors que les plantes des parcelles témoins ne survécurent pas. RAYNER et LEVISOHN observèrent que les champignons issus de cultures pures possédaient une vitalité supérieure à celle des champignons croissant dans des conditions naturelles. L'apport de matières humiques et de composts contenant les champignons symbiotes reste cependant, étant donnée sa facilité d'application, une des mesures les plus préconisées pour faciliter l'infection. C'est cette méthode que recommande FERREIRA dos SANTOS (1957).

LEVISOHN (1960) signale cependant que le résultat de ces inoculations est parfois aberrant : l'introduction de *Boletus scaber* à un sol de lande fut préjudiciable à la croissance des bouleaux qui y étaient plantés, bien que ce champignon soit un des symbiotes spécifique du bouleau. L'auteur explique cet échec par une mutation de la souche devenue plus active dans le sol, ainsi que par la présence dans la rhizosphère d'un champignon pseudomycorrhizien, le *Mycelium radicis atrovirens* B. Cette souche de *Boletus scaber,* par contre, était devenue capable de former des mycorrhizes sur les racines du *Pinus sylvestris* dont ce champignon n'est généralement pas un symbiote. Les observations de LEVISHON concernant l'interaction des facteurs écologiques et génétiques montrent bien l'extrême instabilité du phénomène.

Beaucoup de publications russes recommandent une autre méthode d'inoculation, celle de l'imprégnation des graines. Cette méthode est très employée en Russie sovéitique, non seulement pour la diffusion des champignons des mycorrhizes, mais aussi pour enrichir la rhizosphère des plantes cultivées en microorganismes jugés favorables à la croissance (*Rhizobium* sp., *Azotobacter chroococcum, Bacillus megatherium, Pseudomonas,* sp., etc...). Elle a été utilisée dans le cas de semis directs de Pins et de chênes sur des terrains de steppes. Les glands et les graines de Pins étaient alors enrobés d'une pâte contenant des spores et des fragments de mycelium des champignons symbiotes. Les résultats de ces travaux nous sont malheuureusement mal connus. Le lecteur désireux d'avoir d'avantage d'informations sur le sujet consultera la monographie de LOBANOV (1953). L'école russe des microbiologistes a d'ailleurs dans cette branche, comme dans plusieurs autres de la science du sol, agi en précurseur. VYSOTSKIL (cité par KRASOVSKAYA, SMIRNOVA et LEVISOHN) a, le premier émis en 1902 l'hypothèse que l'inhibition de croissance du chêne en zone de steppe était dûe à l'absence de microorganismes formateurs de mycorrhizes. Les travaux postérieurs ont confirmé l'hypothèse de VYSOTSKIL. Les conclusions des travaux sur l'implantation des chênes en sols de steppes russes rejoignent celles de MELIN sur l'implantation des conifères en terrains tourbeux, celles de RAYNER sur le reboisement des landes

à bruyères, celles de WILDE sur les causes d'absence d'arbres dans la prairie américaine.

Les travaux de MALYSHKIN (1955) sont particulièrement typiques des préoccupations des microbiologistes russes. Ils ont eu pour but de rechercher si l'apport des germes, considérés comme favorables à la croissance des plantes (*Azotobacter, Trichoderma, Pseudomonas,* etc...) créait des conditions favorables à la formation des mycorrhizes. L'étude des mycorrhizes devient, vue sous cet angle, un des chapitres de l'investigation de la rhizosphère.

L'exposé des travaux précédents nous a montré l'utilité de l'apport des champignons symbiotiques dans le cas de reboisements effectués avec la plupart des arbres forestiers des régions tempérées. Notons qu'il s'agit dans tous ces cas d'essences à mycorrhizes ectotrophes. Il ne semble pas que la mesure s'impose avec autant de nécessité dans le cas d'arbres à mycorrhizes endotrophes. Les *Sequoia, Podocarpus, Taxodium, Thuya, Araucaria,* arbres sans doute d'une grande ancienneté phylogénétique, ont été acclimatés dans des régions fort éloignées de leur région d'origine, sans mesures d'inoculation. Le champignon du type Phycomycète qui envahit le parenchyme cortical de leurs racines ne possède sans doute pas la spécificité signalée pour les champignons des mycorrhizes ectotrophes. Le travail de YOUNG (1940) est un des rares travaux qui rapporte l'effet bénéfique d'une inoculation sur un arbre de ce groupe *(Araucaria cunninghamii).*

## CONCLUSION

Nous avons essayé dans les pages précédentes de schématiser le caractère des relations qui s'établissent dans les conditions naturelles entre certaines essences forestières et les champignons du sol.

Ces champignons vivant dans le sol et s'étendant parfois assez loin des racines, peuvent néanmoins être considérés comme des organismes favorisés de la rhizosphère qui, dans certaines conditions, contractent avec la plante des relations plus étroites. La nouvelle entité formée, ou mycorrhize, est constituée par les tissus juxtaposés des deux organismes, en général sans contacts intracellulaires. Sa genèse en est fluctuante, très sensible à toute variation de facteurs écologiques. Il s'établit cependant, au niveau des surfaces des tissus étrangers en contact, un échange nutritionnel intense qui, généralement, est favorable à la croissance de l'un ou de l'autre des partenaires.

Ce type d'association est l'un des types des nombreuses symbioses connues dans le règne végétal. Le terme de mycorrhizes le dépeint bien; on peut regretter que ce même terme ait été également appliqué à d'autres types d'associations dont l'établissement et les modalités physiologiques obéissent à d'autres lois.

Nous n'avons encore de ce phénomène qu'une connaissance superficielle. Les causes profondes de la formation de ces associations ainsi que les résonnances lointaines sur la croissance des deux partenaires nous échappent. Nous pensons cependant pouvoir considérer cette symbiose comme favorable à la croissance des arbres. Envisagé dans le cadre des programmes de reboisement ce caractère d'utilité suffit à lui seul à donner un intérêt actuel à l'étude de cette question.

## BIBLIOGRAPHIE

BECKER (G.), 1956. — Observations sur l'écologie des champignons supérieurs. *Ann. Sci. Univ. Besançon* (série 2, Bot), **7**, 15-128.

BJÖRKMAN (E.), 1940. — (Résumé anglais). Mycorrhiza in pine and spruce seedlings grown under varied radiation intensities in rich soils with and without nitrate added. *Medd. Skogsförsöksanst.*, **32**, 23-74.

BJÖRKMAN (E.), 1942. — Ueber die Bedingungen der Mykorrhizabildung bei Kiefer und Fichte. *Symp. Bot. Upsaliens*, **6**, (2), 191.

BJÖRKMAN (E.), 1944. The effect of strangulation on the formation of mycorrhiza in pine. *Svensk. Bot. Tidskr.* **38**, 1-14.

BJÖRKMAN (E.), 1949. — The ecological significance of the ectotrophic mycorrhizal association in forest trees. *Svensk Bot. Tidskr.*, **43**, 223-62.

BJÖRKMAN (E.), 1960. — *Monotropa hypopitys* L., an epiparasite on tree roots. *Physiol. Plant.* **13**, 308-27.

BOULLARD (B.), 1964. — Acquisitions récentes relatives à l'écologie des mycorrhizes. *J. d'Agr. Trop. et Bot. Appl.* XI, n° 12, 515-542.

BOULLARD (B.), DOMINIK (T.), 1966. — Les associations mycorrhiziennes dans les hêtraies françaises. II. Un exemple de Fagetum gallicum BR-BL : la hêtraie relictuelle de la Sainte-Baume. *Bull. du Museum d'Hist. Nat. de Marseille*, **26**, 5-19.

BOULLARD (B.), DOMINIK (T.), 1966. — Etude des mycorrhizes ectotrophes constituées par les essences forestières en Margeride. *Journ. d'Agric. Tropicale et de Botanique appliquée*, XIII, n° 4-5, 183-206.

BRIAN (P. W.), HEMMING (H. G.), MAC GOWAN (J. C.), 1945. — Origin of a toxicity to mycorrhiza in Wareham Heath. *Nature* (London), **155**, 637-8.

BURGES (A.), 1936. — On the significance of mycorrhiza. *New Phytologist*, **35**, 117-31.

CLODE (J. J. E.), 1956. — As micorrizas na migraçâo do fosforo. *Publicacoes da direccçao geral dos serviças florestais e aquicolas*, **23**, n° 2, 167-202.

DALE (J.), MAC COMB (A. L.), LOOMIS (W. E.), 1955. — Chlorosis, mycorrhiza and the growth of pines on a high lime soil. *For. Sci.*, **1**, 148-57.

DOMINIK (T.), 1959. — Synopsis of a new classification of the ectotrophic mycorrhizae established on morphological and anatomical characteristics. *Mycopathologia and Mycologia applicata*, **11**, 359-67.

DOMINIK (T.), 1963. — Morphologie und Systematik der Mykorrhizen und die Abhängigkeit ihres Auftretens von verschiedenen Pflanzenassoziationen und Böden. *Mykorrhiza. Symposium Weimar Iena*, 1963, 339-57.

DUCHAUFOUR (P.), 1965. — Précis de Pédologie. *Paris Masson et Cie.*

DIMBLEBY (G. W.), 1953. — Natural regeneration of Pine and Birch on the Heather Moors of north east Yorkshire. *Forestry*, **26**, n° 1, 41-52.

EGLITE (A. K.), 1955. — Experiments with mycorrhiza of pine. Proceedings of the conference on Mycotrophy in Plants. Moscow 1953, 194-203.

FASSI (B.), FONTANA (A.), 1961. — Le micorrize ectotrofiche di *Julbernardia seretii*, Cesalpiniacea del Congo. *Allionia*, **7**, 131-157.

FERREIRA DOS SANTOS DE AZEVEDO (N.), 1957. — Micorrizas de *Quercus suber* L. *Publicacoes da Direcçao qeral dos serviças florestais e aquicolas*, **24**, n° 2, 183-218.

FRANK (A. B.), 1885. — Ueber die auf Wurzel Symbiose beruhende Ernährung gewisser Baüme durch Unterirdische Pilze. *Ber. dtsch. bot. Ges*, **3**, 128-45.

GOSSELIN (R.), 1944. — Studies on *Polystictus circinnatus* and its relation to butt-rot of Spruce. *Farlowia*, **1**, 525-68.

GUINAUDEAU (J.), ILLY (G.), MANGE (J. P.), DUMAS (F.), 1963. — Essai de fertilisation minérale sur pin maritime à Mimizan (Landes). *Annales de l'Ecole Nationale des Eaux et Forêts et de la Station de Recherches et Expériences*, **20**, n° 1, 1-72.

HACSKAYLO (E.), 1961. — Factors influencing mycorrhizal development in some cultural pratices. *Rec. Adv. in Bot. Toronto*, 1741-48.

HACSKAYLO (E.), 1961. — Influence of cycloheximide on growth of mycorrhizal fungi and on mycorrhizae of Pine. *Forest Sci.*, **7**, 4, 376-79.

HANDLEY (W.R.C.), 1963. — Mycorrhizal associations and *Calluna* Heathland afforestation. *HMSO Forestry Commission Bull.*, n° **36**, 70 pages.

HANDLEY (W.R.C.), SANDERS (C. J.), 1962. — The concentration of easily soluble reducing substances in roots and the formation of ectotrophic mycorrhizal associations. A re-examination of BJÖRKMANS's hypothesis. *Plant and Soil*, **16**, n° 1, 42-61.

HARLEY (J. L.), 1959. — « The biology of mycorrhiza ». Edited by Nicholas PALUNIN Leonard Hill Books limited.

HARLEY (J. L.), 1963. — Mycorrhiza. Recent Research in Plant Physiology-Vistas in Botany, vol. III, edited par W. B. TURRIL, 79-103.

HARLEY (J. L.), MAC CREADY (C. C.), 1950. — Uptake of phosphate by excised mycorrhiza of beech I. *New Phytologist*, **49**, 388-97.

HARLEY (J. L.), MAC CREADY (C. C.), 1952. — Uptake of phosphate by excised mycorrhiza of beech II and III. *New Phytologist*, **51**, 56-64 and 342-48.

HARLEY (J. L.), & WAID (J. S.), 1955. — The effect of light upon the roots of beech and its surface population. *Plant and Soil*, **7**, 96-112.

HATCH (A. B.), 1937. — The physical basis of mycotrophy in the genus *Pinus*. *Black Rock Forest Bull.*, **6**, 168 pp.

HORAK (E.), 1964. — Die Bildung von I E S - Derivativen durch ectotrophe Mykorrhizapilze (*Phlegmacium* spp.) von *Picea abies* K. *Phytopathologische Zeitschrift*, **51**, 5, 491-515.

KRAMER (P. J.), WILBUR (K. M.), 1949. — Absorption of radioactive phosphorus by mycorrhizal roots of pine. *Science*, **110**, 8-9.

KRASOVSKAYA (I. V.), SMIRNOVA (A. D.), 1950. — (The use of mycorrhizal inoculain sowings of oak in the Saratov district which is affected by drought). *Forest and Steppe*, **2**, 29-37.

KUSANO (S.), 1911. — *Gastrodia elata* and its symbiotic association with *Armillaria mellea. I. Agric. Tokyo,* **4,** 1-66.

LEVISOHN (I.), 1952. — Forking in Pine roots. *Nature* (London), **169,** 715.

LEVISOHN (I.), 1956. — Growth stimulation of forest tree seedlings by the activity of free living mycorrhizal mycelia. *Forestry,* **29,** 1, 53-59.

LEVISOHN (I.), 1957. — Antagonistic effects of *Alternaria tenuis* on certain root fungi of forest trees. *Nature* (London), **179,** 1143-4.

LEVISOHN (I.), 1958. — Effects of Mycorrhiza on tree growth. *Soil and fertilizers,* **21,** 73-82.

LEWIS (D. H.), 1966. — Carbohydrates movements through the mycorrhizal roots of the beech tree. Symposium BMS Kew gardens.

LEWIS (D. H.), HARLEY (J. L.), 1965. — Carbohydrates physiology of mycorrhizal roots of beech. *The new phytologist.* **64,** 224-69.

LINDQUIST (B.), 1939. — Die Fichten Mycorrhiza im Lichte der modernen Wuchsstofforschung. *Bot. Notiser,* **315-**56.

LOBANOV (N. W.), 193. — Mycotrophy in trees. Moscou.

MAC COMB (A. L.), 1938. — The relation between mycorrhizae & the development & nutrient absorption of pine seedling in a prairie nursery. *J. For.,* **36,** 1148-54.

MAC DOUGALL (D. T.) and DUFRENOY (J.), 1944. — Mycorrhizal symbiosis in *Aplectrum Corallorhiza & Pinus. Plant Physiol.,* **19,** 440.

MAC DOUGALL (D. T.), DUFRENOY (J.), 1946. — Criteria of nutritive relations of fungi and seed plants in mycorrhizae. *Plant Physiol.,* **21,** 1.

MALYSHKIN (P. E.), 1955. — Stimulation of tree growth by microorganisms. Proceedings of the conference on mycotrophy in Plants. *Moscow,* 1953, 204-211.

MELIN (E.), 1926. — Studier over de norrlandska myrmarkernas vegetation medsässkildhänsyn till deras skogsvegetation efter torrlägning. *Akad. Afh Uppsala,* **1-**426.

MELIN (E.), 1926. — Untersuchungen über die Bedeutung der Baummykorrhiza, 152 pp., Gustav Fischer — Iena.

MELIN (E.), 1927. — Studier över Barrträdsplantans utreckling i rähumus. *Medd. Skoqsförsöksanst Stockh.,* **23,** 433-84.

MELIN (E.), 1948. — Recent advances in the study of tree mycorrhiza. *Trans. Brit. Mycol. Soc.,* **30,** 92-9.

MELIN (E.), 1953. — Physiology of mycorrhizal relations in plants. *Ann. Rev. Plant. Physiol.,* **4,** 325-46.

MELIN (E.), 1963. — Some effects of forest tree roots on mycorrhizal basidiomycetes. *Symbiotic associations Cambridge,* 1963, 125-145.

MELIN (E.) and NILSSON (H.), 1950. — Transfer of radioactive phosphorus to pine seedlings by means of mycorrhizal hyphae. *Physiol. Plant.,* **3,** 88-92.

MELIN (E.) and NILSSON (H.), 1952. — Transfer of labelled nitrogen from an ammonium source to pine seedlings through mycorrhizal mycelium. *Svensk. Bot. Tidskr.,* **46,** 281-85.

MELIN (E.) and NILSSON (H.), 1953. — Transfer of labelled nitrogen from glutamic acid to pine seedlings through the mycelium of Boletus variegatus (SW). *Nature,* **171,** p. 134.

MELIN (E.) and NILSSON (H.), 1955. — $Ca^{45}$ used as an indicator of transport of

cations to Pine seedlings by means of mycorrhizal mycelia. *Svensk. Bot. Tidsk.*, **49**, 119-22.

MELIN (E.) and NILSSON (H.), 1957. — Transport of $C^{14}$ labelled photosynthate to the fungal asociate of pine mycorrhiza. *Svensk. Bot. Tidskr.*, **51**, 166-86.

MITCHELL (H. L.), 1939. — The growth and nutrition of white Pine (Pinus strobus L.) seedlings in cultures of varying nitrogen phosphorus potassium and calcium. *Black. Rock. For. Bull.*, **9**, 1-135.

MITCHELL (H. L.), FINN (R. F.) and ROSENDAHL (R. O.), 1937. — The relation between mycorrhizae and the growth and nutrient absorption of coniferous seedlings in nursery beds. *Black. Rock. For. Paper* **1**, 58-73.

MODESS (O.), 1941. — Zur kenntniss der mykorrhizabildner von Kiefer und Fichte. *Symb. bot. upsaliens.*, **5**, n° 1, p. 1.

MORRISSON (T. M.), 1954. — Uptake of $p^{32}$ by mycorrhizal plants. *Nature*, **174**, p. 606.

MORRISON (T. M.), 1957. — Mycorrhiza and Phosphore uptake. *Nature*, **179**, n° 4566, p. 907.

MOSER (M.), 1958. — Die künstliche Mykorrhizaimpfung an Forstpflanzen. *Forstw. Cbl* **77**, 257-&-**78**, 193.

MOSER (M.), 1959. — Beiträge zur Kenntnis der Wuchsstoffzeziehungen im Bereich ectotropher Mykorrhizen. I. *Arch. Mikrobiol.* **34**, 251-269.

NORKRANS (B), 1949. — Some mycorrhizaforming *Tricholoma* species. *Svensk. Bot. Tidskr.*, **43**, p. 485.

ORLAS (H.) and DOMINIK (T.), 1960. — Z biologii huby korrencowey *Fomes annosus. Sylwan.*, **101**, 1-13.

PEYRONEL (B.), 1960. — Nuovi casi di simbiosi ectomicorrizica in Leguminose della famiglia delle Cesalpiniacee. *Atti Accademia delle Scienze di Torino* 94.

PEYRONEL (B.), 1940. — Prime osservazioni sui rapporti tra Luce & simbiosi micorrizica. Estr. Ann. N° 4 Labor. della Chaonomia Giardino Botanica dell Ordine Mauriziano Picc San Bernado, **4**, 1.

PEYRONEL (B.) and FASSI (B.), 1957. — Micorrize ectotrofiche in una Cesalpiniacea del Congo Belga. *Atti Accademia delle Scienze di Torino*, 91.

RAYNER (M. C.), 1934. — Mycorrhiza in relation to forestry I. *Forestry.*, **8**, 96-125.

RAYNER (M. C.), 1938. — The use of soil or humus inocula in nurseries and plantations. *Emp. For. J.*, **17**, 236-43.

RAYNER (M. C.) and LEVISOHN (I.), 1941. — The mycorrhizal habit in relation to forestry IV studies on mycorrhizal response in Pinus and other conifers. *Forestry.*, **15**, 1-36.

RAYNER (M. C.) and NEILSON-JONES (W.), 1944. — Problems in tree nutritions. London Faber & Faber.

RITTER (G.) and LYR (H.), 1963. — The significance of Mycorrhizal fungi for the utilisation of different sources of phosphate by Pinus sylvestris. *Plant microbes relation ships Symposium in (Prague)*, 277-82.

ROELOFFS (J. W.), 1930. — Over kunstmatige verjonging von Pinus merkusii und Pinus khsya. *Tectona*, **23**, 874-907.

ROMMELL (L. G.), 1938. — A trenching experiment in spruce forest & its bearing an problems of mycotrophy. *Svensk Bot. Tidskz*, **32**, 89-99.

ROMMELL (L. G.), 1939. — The ecological problem of mycotrophy. *Ecology*, **20**, 163-7.

RUNOV (E.), 1955. — (Experiments concerned with mycorrhiza formation of oak seedlings in the dry steppe). *Proceedings of the conference on mycotrophy in plants*, Moscow, 1953, 169-73.

SCHAEFFER (R.), 1964. —Mycorrhizes et engrais. *Revue Forestière française*, n° **3**, 240-41.

SINGER (R.) and MORELLO (J. H.), 1960. — Ectotrophic forest tree mycorrhizae & forest communities. *Ecology*, **41**, 549-52.

SLANKIS (V.), 1949. — Wirkung von -Indolessigsaüre auf die dichotomische Verzweigung isolierter Wurzeln von *Pinus sylvestris*. *Sver. Bot. Tidskr.*, **43**, 603-607.

SLANKIS (V.), 1951. — Uber den Einfluss von -indolylessigsäure und andere Wirksstoffen auf dass Wachstum von Kiefernwurzeln. *Symb. Bot. Upsaliens*, **11**, 1-63.

SLANKIS (V.), 1958. — The role of auxins and other exudates on mycorrhizal symbiosis of forest trees. *The Physiology of forest trees* N. Y., 427-43.

STONE (E. L.), 1950. — Some effects of mycorrhizae on the phosphorus nutrition of Monterey pine seedlings. *Proc. Soil. Sci. Soc. Amer.*, 1949, **14**, 340-45.

STONE (E. L.) and MAC AULIFFE (C.), 1954. — On the sources of soil phosphorus absorbed by mycorrhizal pines. *Science*, **120**, 946-48.

TOTTEN (H. R.), 1923. — Development of the fruit-body of a new parasitic Rhizopogon. *Journ. Elisha Mitchell Sci. Soc.*, **39**, 101-7.

TRAPPE (J. M.), 1960. — Some probable mycorrhizal association in the pacific Northwest II. *Northwest Science*, **34**, 113-17.

TRAPPE (J. M.), 1962. — Fungus associates of ectotrophic mycorrhizae. *The Botanical Review*, oct.-déc., 358-606

TRAPPE (J. M.), 1964. — Micorrhizal hosts & distribution of Cenococcum graniforme. *Lloydia*, **27**, n° 2.

WHITE (D. P.), 1941. — Prairie soil as a medium for tree growth. *Ecology*, **22**, 398-407.

WILDE (S. A.), 1954. — Mycorrhizal fungi : their distribution & effect on tree growth. Soil Science, **78**, p. 23.

WILDE (S. A.) and PERSIDSKY (D. J.), 1956. — Effect of biocides on the development of ectotrophic mycorrhizae in Monterey pine seedlings. *Soil Scien. Soc. of Americ Proced.*, **20**, (1), 107-10.

WILSON (J. M.), 1957. — A study of the factors affecting the uptake of potassium by the mycorrhiza of beech. *Thesis Oxford University*.

WORLEY (J. F.), 1958. — The effect of available soil moisture on the percentage of *Cenococcum graniforme* mycorrhizae in *Pinus virginiana*. Thesis The G. Washington Université.

WORLEY (J. F.) and HACKAYLO (E.), 1959. — The effect of available soil moisture on the mycorrhizal association of Virgina pine. *For. Sci.*, **5**, 3, 267-8.

YATAZAWA (M.), PERSIDSKY (D. J.) and WILDE (S. A.), 1960. — Effects of allyl alcohol on micropopulation of prairie soils growth of tree seedlings. *Soil Science Society of America Proceedings*, **24**, n °4, 313-16.

YOUNG (H. E.), 1940. — Mycorrhiza and the growth of Pinus and Araucaria. The influence of different species of mycorrhiza forming fungi on seedling growth. *J. Austr. Inst. Agric. Sci.*, **6**, 21-25.